

CAMILA MOURA SANTOS

**Alometria de árvores de *Schizolobium parahyba*
(Vell.) Blake ocorrentes no Parque Estadual
Alberto Löfgren, São Paulo-SP**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

SÃO PAULO

2015

CAMILA MOURA SANTOS

**Alometria de árvores de *Schizolobium parahyba*
(Vell.) Blake ocorrentes no Parque Estadual
Alberto Löfgren, São Paulo-SP**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

ORIENTADORA: DRA. EDENISE SEGALA ALVES

Ficha Catalográfica elaborada pelo **NÚCLEO DE BIBLIOTECA E MEMÓRIA**

Santos, Camila Moura

S237a Alometria de árvores de *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake ocorrentes no Parque Estadual Alberto Löfgren, São Paulo, SP / Camila Moura Santos -- São Paulo, 2015.
70 p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2015

Bibliografia.

1. Anatomia da madeira. 2. Dendrocronologia. 3. Dieback. I. Título.

CDU: 634.0.811

“If we wish to understand life we must study death”

Levitt, J., 1980

Agradecimentos

Ao programa de Pós Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente do Instituto de Botânica que possibilitou a realização deste estudo.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa e apoio financeiro.

À minha orientadora Dra. Edenise Segala Alves, pela oportunidade concedida ao me aceitar como aluna de mestrado; pela compreensão e auxílio.

Ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) pelos dados meteorológicos.

Ao Instituto Florestal e ao Dr. Eduardo Luiz Longui pelas oportunidades desde a época da iniciação científica até hoje, pelo suporte, paciência e amizade.

À Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - Universidade de São Paulo (ESALQ-USP) e ao Dr. Mário Tomazello pela atenção e ajuda nas análises de densitometria de raio X.

Ao MS Diego Romeiro por toda ajuda neste trabalho, companheirismo e compreensão durante esta fase de minha vida.

À Isabella Moura Romeiro, minha filha querida, que muitas vezes deixou de receber minha atenção para que eu pudesse realizar esta pesquisa.

À minha família que forneceu suporte e estímulo para eu seguir este caminho, principalmente aos meus pais Eduardo e Neusa, aos meus tios Carlos Alberto e Ana Cristina que me ajudaram a estar aqui e ao meu sogro Fred.

À MS Francine Faia Fernandes e Dra Poliana Cardoso pela amizade e contribuição no trabalho.

Ao Núcleo de Pesquisa em Anatomia e todos seus funcionários pela possibilidade de desenvolvimento desta dissertação.

E a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito Obrigada.

Sumário

RESUMO	I
ABSTRACT	II
1. INTRODUÇÃO	8
2. OBJETIVOS	13
3. MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1. Espécie utilizada no estudo	14
3.2. Caracterização do local de coleta	16
3.3. Dados climáticos	17
3.4. Inventário, caracterização e coleta das amostras	19
3.5. Preparo das amostras	23
3.6. Datação cruzada	23
3.7. Análises alométricas	24
3.7.1. Mensuração do diâmetro e frequência dos vasos	24
3.7.2. Mensuração da espessura da parede das fibras	24
3.7.3. Mensuração da espessura da parede dupla dos vasos e da intensidade da autofluorescência da lignina da parede dos vasos	24
3.7.4. Densitometria de raio X	25
3.7.5. Cálculos de arquitetura hidráulica	26
3.7.6. Segregação do lenho juvenil e determinação do teor de carbono dos anéis de crescimento	27
3.7.7. Análises estatísticas das características do lenho	27
3.8. Dendrocronologia	28
3.8.1. Análises de correlação das cronologias com os parâmetros ambientais	28
4. RESULTADOS	30
4.1. Datação cruzada	30
4.2. Análises alométricas	31
4.2.1. Arquitetura hidráulica	31
4.2.2. Variação quantitativa do lenho ao longo dos anéis de crescimento	32
4.3. Dendrocronologia	39
4.3.1. Correlação entre os parâmetros ambientais e características do lenho de <i>S. parahyba</i>	40
4.3.2. Correlação temporal da influência climática nas características do lenho relacionadas a alometria de <i>S. parahyba</i>	45
4.4. Sequência de eventos relacionados a morte da população de <i>S. parahyba</i> observados em campo	47
4.5. Influência do balanço hídrico da região de estudo na morte da população de <i>S. parahyba</i>	49
5. DISCUSSÃO	50
6. CONCLUSÃO	60
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	61

RESUMO

A taxa de crescimento e as características anatômicas da madeira influenciam diretamente o padrão alométrico das árvores. As plantas modulam seu crescimento de acordo com as mudanças no ambiente, assim o estudo dos anéis de crescimento, bem como das variações que ocorrem na anatomia da madeira trazem informações importantes sobre a plasticidade do xilema e a sobrevivência das espécies no seu ambiente. O objetivo deste trabalho foi responder às seguintes questões: 1.) Quais fatores abióticos influenciam as características anatômicas e a densidade do lenho de *Schizolobium parahyba* ao longo dos anéis de crescimento? 2.) De que forma as variações nos anéis de crescimento influenciam no padrão alométrico das árvores de *S. parahyba* estudadas? 3.) Alterações anatômicas no lenho, decorrentes de fatores abióticos, podem explicar a mortalidade das árvores de *S. parahyba* estudadas? Indivíduos mortos ou senescentes de *Schizolobium parahyba* provenientes do Parque Estadual Alberto Löfgren foram coletados e preparados para as análises propostas. Após a mensuração dos anéis de crescimento, foi realizada a datação cruzada. Posteriormente, foram realizadas mensurações de características anatômicas e físico-químicas dos anéis de crescimento para realização das análises referentes a arquitetura hidráulica e alometria. Cronologias foram desenvolvidas por meio das características anatômicas para correlações com os dados climáticos. Os principais fatores abióticos que influenciaram as características anatômicas e a densidade dos anéis de crescimento de *S. parahyba* foram: umidade relativa do ar, déficit de pressão de vapor, dias de chuva, precipitação, balanço hídrico e nebulosidade. Ao longo de seu crescimento, a espécie conciliou o aumento do potencial de condutividade hidráulica com o aumento da densidade beneficiando a eficiência na condutividade e a resistência mecânica necessárias para a manutenção da sobrevivência das árvores, à medida que os indivíduos cresceram em altura. Além disso, em função de variações relacionadas à disponibilidade hídrica no início da estação de crescimento, a espécie produziu dois padrões de anel de crescimento distintos: um com alto e outro com baixo custo estrutural, sendo a reserva de carbono acumulada durante a estação de crescimento importante nessa produção. Foi possível verificar alterações na arquitetura hidráulica que acarretaram na redução da segurança da condutividade nos últimos anéis de crescimento e, também, redução da eficiência da condutividade no anel formado durante o último ano de vida dos indivíduos (2012), influenciando negativamente sua sobrevivência. O excedente hídrico durante os meses de abril a junho e a redução da disponibilidade hídrica no início da estação de crescimento influenciaram tais alterações anatômicas.

Palavras-chave: dendrocronologia, arquitetura hidráulica, carboidratos não-estruturais, variação climática, “dieback”

ABSTRACT

The growth rate and the anatomical characteristics of wood directly influence the allometric pattern of trees. Plants modulate their growth according to changes in the environment, so the study of tree rings, as well as the variations occurring in wood anatomy bring important information about the plasticity of the xylem and the survival of the species in their environment. The aim of this study was to answer the following questions: 1.) Which abiotic factors influence anatomical features and wood density of *Schizolobium parahyba* throughout tree rings? 2.) How changes in trees rings influence allometric pattern in *S. parahyba* trees? 3.) Changes on anatomical characteristics of wood, arising from abiotic factors, may explain the mortality of those trees of *S. parahyba* studied? Dead or senescent individuals of *S. parahyba* from the State Park Alberto Löfgren was collected and prepared for the proposed analysis. After the measurement of tree rings, crossdating was performed. Subsequently, measurements of anatomical and physicochemical characteristics of tree rings were made to carry out the analysis relating to hydraulic architecture and allometry. Chronologies have been developed through the anatomical features for correlations with climate data. The main abiotic factors that influenced the anatomical characteristics and tree ring density of *S. parahyba* were: relative humidity, vapour pressure deficit, rainy days, precipitation, water balance and cloudiness. Throughout its growth, the species reconciled increased hydraulic conductivity potential with increased density benefiting efficiency in conductivity and mechanical resistance necessary to maintain the survival of trees as individuals acquire gain in height. In addition, on the basis of variations related to water availability at the beginning of the growing season, the species produced two distinct tree ring patterns, one with high and another with low cost, structural carbon reserve accumulated during the previous growing season represented an important role in this production. It was possible to verify changes in hydraulic architecture that resulted on reduced security of conductivity in the last tree rings and also reduced efficiency of conductivity in the ring formed during the last year of tree's life (2012), influencing negatively their survival. The water surplus during months from April to June and the reduction of water availability during the early growing season influenced such anatomical changes.

Key words: dendrochronology, hydraulic architecture, no-structural carbohydrate, climate change, dieback.

1 INTRODUÇÃO

A alometria é o estudo do crescimento de partes do organismo em relação ao todo e suas consequências (NIKLAS, 2004). Esta relação entre o tamanho do corpo com as características anatômicas, fisiológicas e ecológicas é muito investigada no campo da Zoologia, entretanto na Botânica, esse tipo de estudo ainda é recente (DAMUTH, 2001).

A taxa de crescimento e as características anatômicas do lenho influenciam diretamente o padrão alométrico das árvores (ZHANG *et al.*, 2009). Este por sua vez, indica as estratégias de recrutamento e estabelecimento das espécies na comunidade, uma vez que os usos energéticos refletem tais estratégias (ENQUIST *et al.*, 1998, ENQUIST *et al.*, 1999, & TARDIF, 2007).

As plantas modulam seu crescimento de acordo com as mudanças no ambiente, e a atividade do câmbio, meristema responsável pela formação do xilema secundário, é influenciada por sinais ambientais (FONTI & JANSEN, 2012). Assim, o estudo da anatomia do lenho possibilita a compreensão da plasticidade fenotípica do xilema que ocorreu no passado e a reconstrução da estratégia de vida da espécie em condições naturais (FONTI *et al.*, 2010).

A alteração na atividade do câmbio produz uma marcação no lenho que recebe o nome de anel de crescimento (SPEER, 2010). Este é composto por duas regiões: uma formada no período favorável ao crescimento e a outra no período desfavorável denominadas, respectivamente, de lenho inicial e lenho tardio.

Em árvores de região temperada, a porosidade do lenho (IAWA COMMITTEE, 1989), caracteriza-se como anel poroso, no qual o lenho inicial apresenta células com lume de maior diâmetro, parede celular delgada e, conseqüentemente, densidade mais baixa, enquanto o lenho tardio é formado por células de lume reduzido, parede mais espessa e maior densidade.

Em árvores de região tropical, a porosidade do lenho caracteriza-se principalmente como difusa (IAWA COMMITTEE, 1989), porém também é possível observar em muitas espécies camadas de crescimento (ALVES & ALFONSO, 2000) e variação na densidade do lenho em decorrência da menor ou maior espessura das paredes das células formadas, respectivamente, no período favorável e desfavorável ao crescimento.

Dessa forma, com base na variação interanual do clima, podemos associar o anel de crescimento, a um ano do calendário (SCHWEINGRUBER, 1988). Eventualmente,

devido a alterações no ambiente, é possível a formação de anéis de crescimento falsos e/ou ausentes, que não estão relacionados a marcação anual (SPEER, 2010).

O estudo dos anéis de crescimento recebe o nome de dendrocronologia, (SPERR, 2010). Com base na variação da largura destes anéis, podemos compreender como as árvores respondem ao ambiente em que se encontram (COOK & PETERS, 1997), possibilitando melhor entendimento de fenômenos climáticos e dinâmica florestal (HOFFER & TARDIF, 2009, HARLEY *et al.*, 2011).

A análise da largura dos anéis de crescimento é uma abordagem amplamente utilizada para avaliar as relações climáticas e o efeito do aquecimento global sobre o desenvolvimento e vitalidade das florestas (MERIAN & LEBOURGEOIS, 2011). Entretanto, outras variações que ocorrem na anatomia da madeira, ao longo das sequências de anéis de crescimento, também são informações ambientais importantes (FONTI *et al.*, 2010).

Desse modo, a análise quantitativa das características anatômicas do xilema tornou-se um campo promissor nos estudos dendrocronológicos (OLANO *et al.*, 2013). Por exemplo, Tulik *et al.* (2010) afirmam que variações no diâmetro dos vasos podem revelar a causa da morte de muitas árvores. Segundo Fonti & Jansen (2012), estudos relacionando os anéis de crescimento com a arquitetura hidráulica da planta devem ser explorados, pois trazem resultados promissores em relação à plasticidade do xilema e a sobrevivência das espécies.

A arquitetura hidráulica define o transporte de água no xilema que se dá devido a um gradiente de pressão negativa dentro dos vasos que fornece a capacidade de ascensão da água da raiz até as folhas. O potencial de condutividade hidráulica, definido pelo diâmetro e frequência dos vasos, é uma característica determinante da eficiência e segurança no transporte de água no caule (BAAS *et al.*, 2004).

À medida que as árvores crescem, aumenta progressivamente a dificuldade para manter o fluxo de água dentro dos vasos até as folhas, entretanto, devido ao afinamento distal do diâmetro dos vasos (“tapering”) a resistência da coluna de água permanece constante com o aumento da árvore em altura (ANFODILLO *et al.*, 2005).

Estudos realizados com árvores emergentes mostraram que as folhas presentes no topo das copas sofrem severo estresse hídrico devido ao aumento da força de gravidade e redução do potencial hídrico (ZHANG *et al.*, 2011a). Sendo assim, a dificuldade para a água chegar às folhas aumenta com a altura da árvore (ANFODILLO *et al.*, 2005).

Como a água se encontra em um estado metaestável dentro do xilema, torna-se vulnerável ao processo de cavitação, que de acordo com Taiz & Zeiger (2010) é o colapso de

tensão de uma coluna de água, resultante da expansão indefinida de uma minúscula bolha de gás, levando à quebra da coluna d'água e ao embolismo dos vasos (MARCISZEWSKA & TULIK, 2013) que, por sua vez, reduz a condutividade hidráulica podendo levar a planta à morte (TULIK *et al.*, 2010), sendo o índice de mortalidade maior em indivíduos mais altos (GANEY & VOJTA, 2011).

Além da arquitetura hidráulica, outra característica muito importante para a sobrevivência da planta é o armazenamento de reservas utilizadas na produção de defesas e resistência a períodos de estresse (VON ARX *et al.*, 2012). A reserva de carbono em árvores, importante para crescimento e outras funções fisiológicas (WOODRUFF & MEINZER, 2011), compreende uma grande variedade de compostos orgânicos, mas, em geral, devido à quantidade em que são acumulados, os carboidratos não estruturais (açúcares de baixo peso molecular e amido) são os mais significativos (POORTER *et al.*, 2007; FAJARDO *et al.*, 2013).

Tais carboidratos sustentam o crescimento vegetativo e suprem eventuais déficits de energia durante a estação de crescimento (WILEY & HELLIKER, 2012; BELLASIO *et al.*, 2014) provocados por estresse hídrico ou perda de folhas e galhos (POORTER *et al.*, 2007). O acúmulo de reservas em plantas se dá pela inibição da atividade de sequestro de carbono, devido à redução das condições favoráveis para crescimento, enquanto o processo de assimilação continua devido à manutenção da fotossíntese (CARNICER *et al.*, 2013).

O armazenamento de fotoassimilados na forma de carboidratos não-estruturais, durante o início de períodos de estresse, está associado a sinais moleculares que regulam a redução do crescimento e aumentam o fluxo de armazenamento de carboidratos. O aumento da produção de amido durante a redução da fotossíntese assemelha-se ao armazenamento de gordura durante a redução de gasto energético em animais, que experimentam longos períodos sem alimentação (MCDOWELL, 2011a).

Talvez a supressão do crescimento durante esses períodos seja para evitar a ameaça de inanição (“starving”), uma das principais causas de morte de árvores durante períodos secos (WILEY & HELLIKER, 2012).

A inanição ocorre quando o suprimento de carbono é insuficiente para manter o metabolismo, a regeneração e a defesa necessários para sobrevivência da planta (MCDOWELL, 2011a).

Acredita-se que a inanição seja consequência da tentativa da planta em evitar a falha hidráulica, por meio do fechamento dos estômatos, o que leva a redução da taxa fotossintética e aumento da necessidade de utilização dos carboidratos não-estruturais

armazenados. Contudo, a utilização de reservas, vitais para a sobrevivência do indivíduo, fica limitada pela falha no transporte do floema, ocasionada pelo estresse hídrico (SEVANTO *et al.*, 2014).

A condutividade hidráulica, a produção de carboidratos não-estruturais e os mecanismos de defesa da planta são processos fortemente interligados e com potenciais pontos de falha; assim, a mortalidade das árvores ocorre quando um ou mais destes processos atingem um limite crítico (MCDOWELL *et al.*, 2011b).

Nas últimas décadas, vem ocorrendo um grande número de episódios de mortalidade da vegetação arbórea em florestas por todo o mundo associados a seca e altas temperaturas, sugerindo que os ecossistemas florestais já estão respondendo às alterações climáticas (PENG *et al.*, 2011).

Choat *et al.* (2012) afirmam que todos os biomas florestais se encontram vulneráveis à falha hidráulica, independentemente da disponibilidade hídrica do solo, e isso mostra que o declínio das florestas devido à seca não está ocorrendo apenas em regiões áridas, mas também em regiões úmidas.

Recentemente, foram identificadas, em todo mundo, 88 ocorrências bem documentadas de mortalidade de árvores associada ao clima, sugerindo que as florestas estão cada vez mais em risco. Contudo, a capacidade de se prever as causas do aumento da vulnerabilidade das florestas é extremamente limitada, devido à pouca compreensão que se tem dos mecanismos fisiológicos que induzem a mortalidade das árvores (ALEEN *et al.*, 2010).

Muitos estudos sobre eventos de mortalidade induzida por alterações climáticas mostram uma tendência taxonômica, ou seja, algumas espécies sucumbem mais facilmente do que outras, o que pode induzir alterações nos nichos e, a longo prazo, alterações na comunidade, na trajetória sucessional e no ecossistema (ANDEREGG *et al.*, 2012).

A maior parte das pesquisas sobre a mortalidade de árvores em florestas foi realizada na América do Norte, particularmente com espécies de gimnospermas. Desta forma, existe a necessidade de novas investigações com maior amplitude geográfica e taxonômica (ANDEREGG *et al.*, 2012).

Muitas respostas sobre os mecanismos de mortalidade permanecem obscuras, em parte devido a limitações relacionadas à disponibilidade de um número significativo de árvores, mortas ou passando pelo processo de morte. A falta de informações sobre o assunto faz com que pesquisas com modelos climáticos utilizem hipóteses não testadas em relação ao

comportamento das árvores em períodos climáticos extremos, o que leva a estimativas errôneas sobre o declínio de florestas (LEVANIC *et al.*, 2011).

Nos últimos anos, a mídia tem relatado um progressivo declínio de árvores da espécie *Schzolobium parahyba* (guapuruvu) em regiões da cidade de São Paulo e da Serra do Mar, porém a causa dessa mortalidade permanece desconhecida. Observações empíricas sugerem que fatores bióticos, relacionados ao ataque de fungos, sejam os responsáveis pelo fenômeno, entretanto pouco se sabe sobre a influência abiótica nesse processo.

Dessa forma, a compreensão da interferência do clima na alometria e nos padrões de crescimento de *S. parahyba* ampliará os conhecimentos relacionados às respostas da espécie frente aos fatores ambientais e ecológicos, podendo contribuir para o entendimento da influência abiótica no declínio de populações da espécie. Além de auxiliar futuros programas de reflorestamento e gestão florestal.

2 OBJETIVOS

Com este trabalho objetivamos responder às seguintes questões:

- 1.) Quais fatores abióticos influenciam as características anatômicas e a densidade do lenho de *Schizolobium parahyba* ao longo dos anéis de crescimento?
- 2.) De que forma as variações nos anéis de crescimento influenciam no padrão alométrico das árvores de *S. parahyba* estudadas?
- 3.) Alterações anatômicas no lenho, decorrentes de fatores abióticos, podem explicar a mortalidade das árvores de *S. parahyba* estudadas?

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Espécie utilizada no estudo

Schizolobium parahyba (Vell.) Blake var. *parahyba* (Fabaceae), conhecida como guapuruvu, é nativa da Mata Atlântica e atinge grande altura (10 a 40 metros); seu fuste é longo, com diâmetro de 60 a 80 cm, seu período de floração vai de abril a outubro e o de frutificação de junho a novembro (CARVALHO, 2003). Suas folhas são compostas e atingem até um metro de comprimento, possui folíolos opostos, elípticos e pilosidade na face abaxial (RICHTER *et al.*, 1974). É uma espécie decídua a brevidecídua, pioneira, com copa umbeliforme. Devido à sua alta taxa de crescimento, é comumente utilizada em projetos de reflorestamento (CARVALHO, 2003).

É uma espécie emergente, de rápido crescimento, comum em vegetação secundária, é exclusiva da Floresta Ombrófila Densa, especialmente em regiões de planície aluvial e início de encosta. Ocorre em locais com precipitação média anual entre 1.100 mm a 2.400 mm e temperatura média anual entre 19 °C a 23 °C. Cresce preferencialmente em solos férteis, úmidos e profundos, com boa drenagem de textura franca a argilosa (CARVALHO, 1994).

A espécie é susceptível a ataque de “broca da madeira” *Acanthoderes jaspidea* (Coleoptera Cerambycidae), cuja maior frequência de ataques ocorre nos primeiros quatro anos de vida da árvore, com maior incidência no verão e início do outono. Pragas como a coleóbroca *Micrapate brasiliensis*, *Oncideres dejeani* e *Oncideres saga* (Coleoptera, Cerambycidae) atacam seus ramos e a “mosca da madeira” (*Rhaphiorhynchus pictus*) causam danos nos troncos formando galerias com faixas negras bem visíveis (CARVALHO, 1994).

Conforme Richter *et al.* (1974), a madeira de *S. parahyba* possui cerne branco palha, com nuances amarelados ou rosados, superfície lisa, grã irregular para revessa, ausência de cheiro e sabor; o peso específico varia entre 0,30 e 0,40 g.cm⁻³. O parênquima é distinto a olho nú, vasicêntrico e marginal em linhas finas; apresenta vasos visíveis a olho nú, poucos, grandes e vazios podendo ser solitários ou múltiplos, anéis de crescimento bem demarcados por parênquima marginal e pela coloração do tecido fibroso (Fig. 1b).

Segundo Cury e Tomazello Filho (2012) apresenta vasos com porosidade difusa, solitários e múltiplos (Fig. 1a), parênquima axial aliforme e vasicêntrico, fibras com paredes delgadas a espessas (Fig. 1c e d). A espécie apresenta anéis de crescimento anuais, sendo possível o estudo dendrocronológico para compreender sua dinâmica populacional (MARCATI *et al.*, 2008).

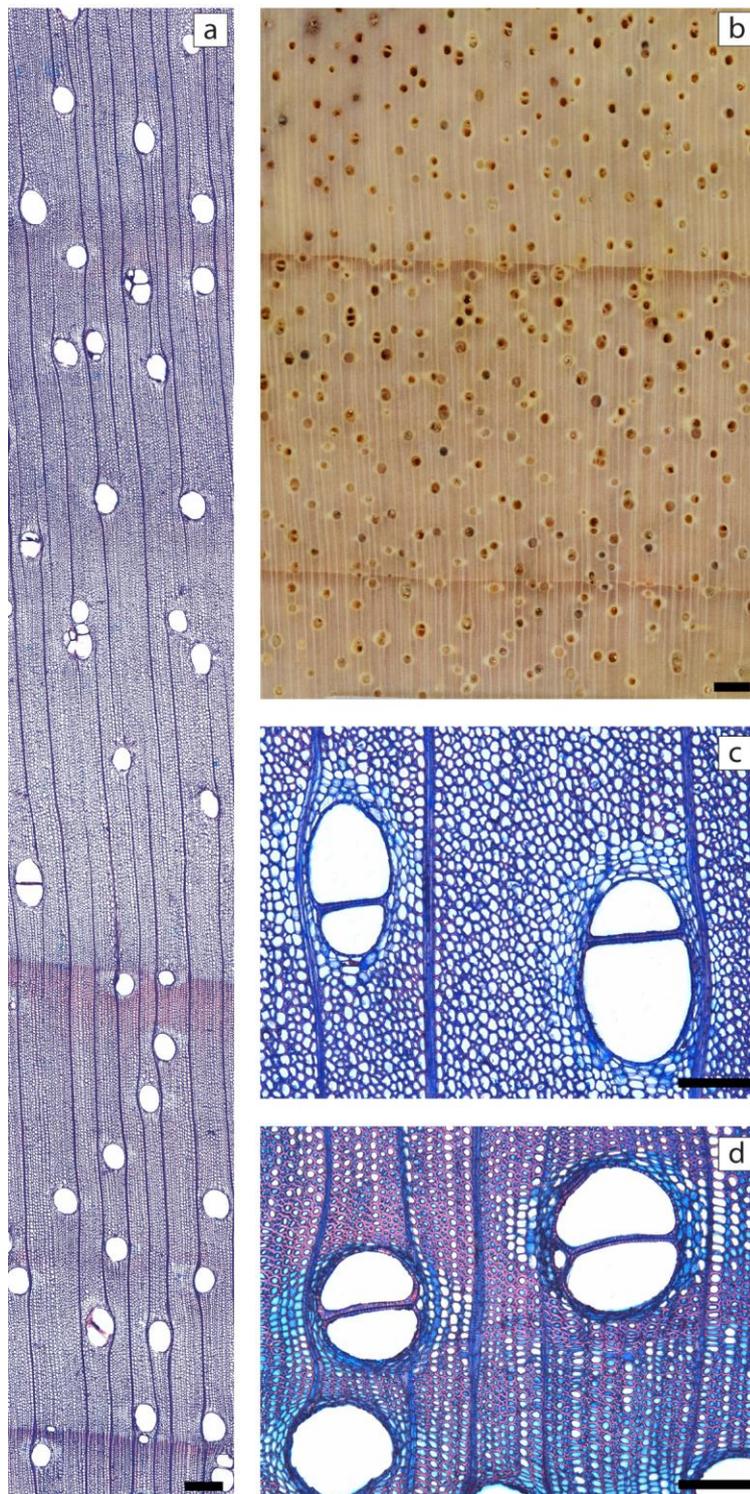


Figura 1: Secções transversais do lenho de *S. parahyba*: a) Imagem de microscopia do lenho (Escala: 500 μm); b) Imagem de macroscopia do lenho (Escala: 1 mm); c) Região de lenho inicial (Escala: 200 μm); d) Região de lenho tardio (Escala: 200 μm).

3.2 Caracterização do local de coleta

O Parque Estadual Alberto Löfgren (PEAL) está situado no município de São Paulo – SP (23°27' S - 46°38' O) e ocupa uma área de 184 hectares. De acordo com a classificação de Köeppen, o clima local é Cfb (subtropical úmido com verão temperado, (ALVARES *et al*, 2014) com 1.687 mm de precipitação anual (Fig. 2). O período chuvoso compreende os meses de outubro a março e o período seco de abril a setembro, sendo janeiro o mês mais chuvoso e agosto o mais seco (ROSSI *et al.*, 2009). A temperatura varia entre 12,7°C a 29°C, sendo mais elevada entre os meses de janeiro e fevereiro e mais baixa entre os meses de junho e julho. A principal formação vegetacional natural é a Floresta Ombrófila Densa Montana (ROSSI *et al*, 2009).

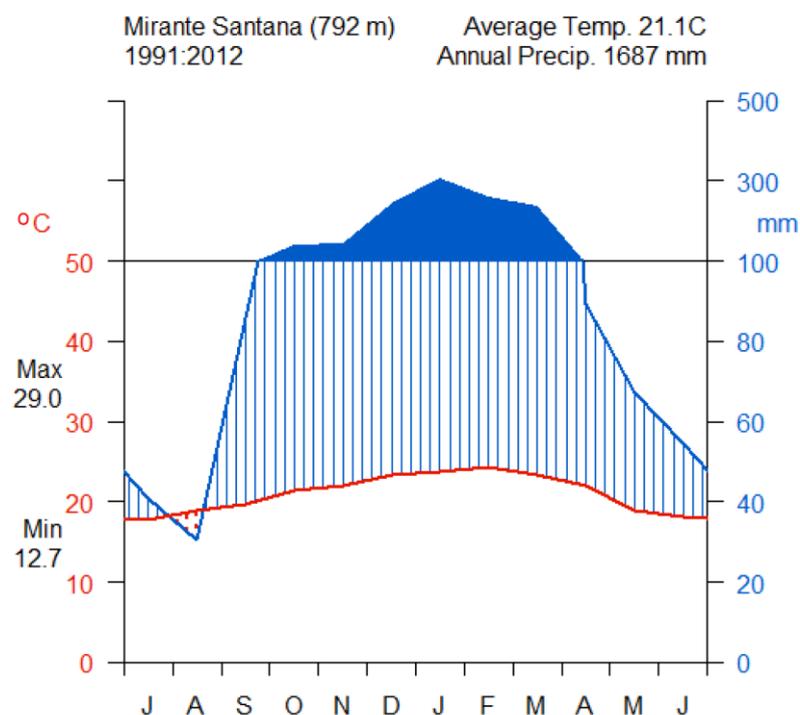


Figura 2 Diagrama climático segundo Walter (1986) construído a partir de dados obtidos da Estação Meteorológica Mirante de Santana, SP, Brasil, no período de julho/1991 a julho/2012. Produzido por meio do pacote iki.clim do programa estatístico R.

A vegetação do parque é do tipo Floresta Ombrófila Densa Montana com predominância de formações secundárias. Possui vegetação de porte arbóreo médio com estrutura de dossel desuniforme com média alteração ou regeneração de espécies alóctones, vegetação de porte arbóreo baixo e estrutura de dossel desuniforme. Nas áreas antrópicas localizam-se os arboretos, que apresentam plantios mistos ou monoespecíficos. A floresta nativa existente no parque pertence às formações da Serra da Cantareira e a composição da floresta compreende cerca de 786 espécies. As famílias de maior riqueza são: Fabaceae (14 espécies), Lauraceae e Myrtaceae (6 espécies), Euphorbiaceae (5 espécies) e Meliaceae (4

espécies). As espécies pioneiras e secundárias iniciais ocupam o dossel da floresta que é descontínuo e alcança entre 25 e 30 metros de altura (ROSSI *et al*, 2009).

A área de estudo está inserida na floresta nativa do Parque Estadual Alberto Lofgrën e possui 62,75 hectares, perímetro de 4.198,05 metros, altitude mínima de 779 metros e máxima de 828 metros. O tipo de solo predominante é Latossolo vermelho-amarelo distrófico típico, textura argilosa a muito argilosa (ROSSI *et al*, 2009).

3.3 Dados climáticos

Os dados climáticos correspondentes a: umidade relativa do ar (Fig. 3a), pressão atmosférica, velocidade do vento (Fig. 3b), temperatura máxima, média e mínima (Fig. 3c), dias de chuva, precipitação (Fig. 3d) e nebulosidade (Fig. 3e) foram obtidos do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), que possui Estação Meteorológica localizada no bairro de Santana, situada a quatro quilômetros de distância do Parque Estadual Alberto Löfgren.

O balanço hídrico (Fig. 3e) foi calculado de acordo com Thornthwaite & Mather (1955) por meio de planilha desenvolvida pelo Departamento de Física e Meteorologia ESALQ-USP, o déficit de pressão de vapor-DPV (Fig. 3a) foi calculado conforme Alvarenga *et al.* (2014).

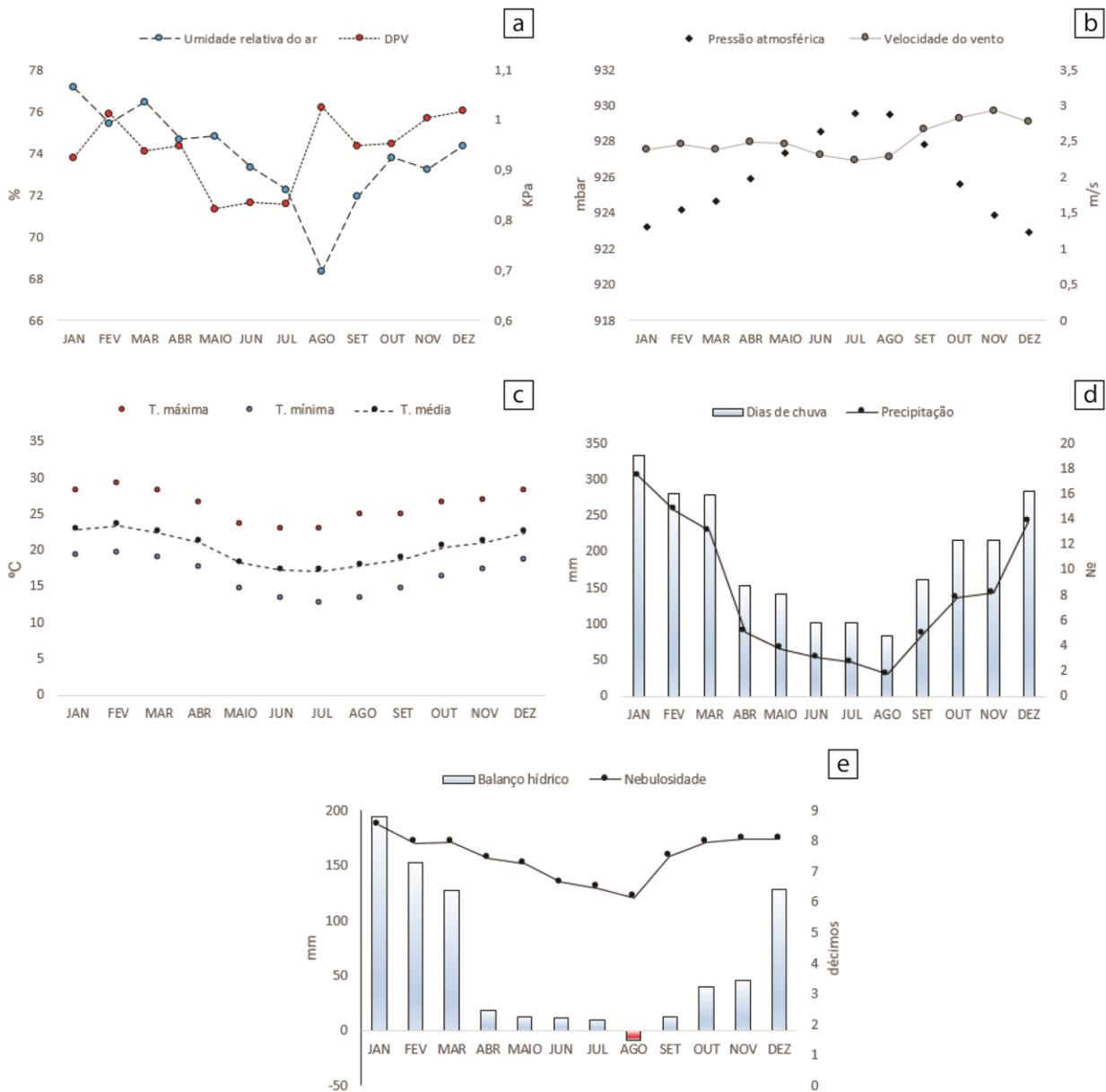


Figura 3 Média mensal dos dados climáticos referente ao período de 1991-2012; a) Umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor (DPV); b) Pressão atmosférica e velocidade do vento; c) Temperatura máxima, média e mínima; d) Dias de chuva e precipitação; e) Balanço hídrico e nebulosidade.

Foi realizado o cálculo do Índice Padronizado de Precipitação Evapotranspiração (SPEI) utilizando o pacote SPEI do programa estatístico R (VICENTE-SERRANO *et al.*, 2010). O SPEI é um índice de seca que leva em consideração a taxa de precipitação, temperatura e evapotranspiração. A escala de tempo selecionada para análise foi de 3 meses (Fig. 4), já que curtas escalas de tempo são mais indicadas para estudos com plantas, pois identificam a frequência de períodos de seca e períodos úmidos de curta duração (SVOBODA *et al.* 2012). Valores positivos correspondem a períodos úmidos enquanto valores negativos correspondem a períodos secos. Posteriormente, os valores mensais do índice foram utilizados como um dos parâmetros ambientais.

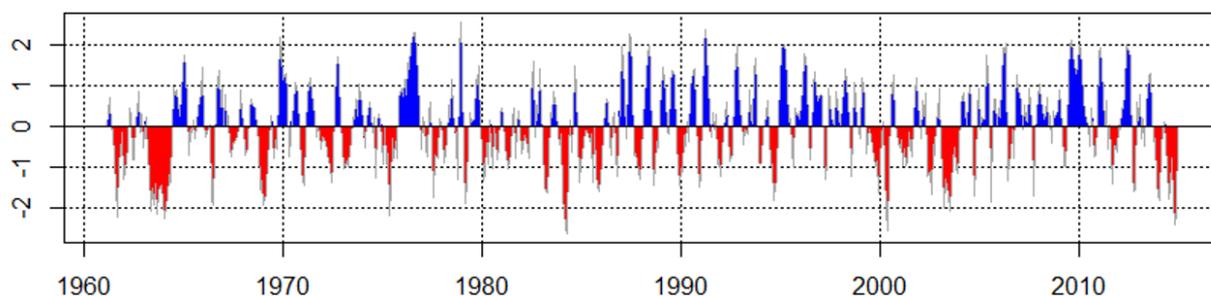


Figura 4: Índice Padronizado de Precipitação Evapotranspiração (SPEI) com escala temporal de 3 meses. Vermelho referência períodos de seca e azul referência períodos úmidos.

3.4 Inventário, caracterização e coleta das amostras

Na área de estudo, em inventário prévio, foram identificados 46 indivíduos de *Schizolobium parahyba* var. *parahyba* (Tabela 1; Fig. 5); dentre estes, cinco indivíduos jovens (com fuste verde) encontravam-se vivos, distribuídos sob o dossel, portanto protegidos do excesso de luminosidade e calor, apresentando diâmetro entre 8 a 22 cm e altura entre 4 e 12 metros. Os outros 41 indivíduos, listados no levantamento, eram adultos e emergentes, sendo quatro com aspecto senescente e os demais mortos. Foram coletadas 29 árvores mortas e quatro árvores senescentes empregando-se a técnica de corte raso com motosserra. Sete indivíduos mortos não foram coletados devido à dificuldade de acesso ou risco de dano patrimonial.

O diâmetro a altura do peito (DAP) do fuste das árvores coletadas variou de 16 a 76 cm e a altura de 17 a 31 metros, sendo o fuste correspondente a 45 a 56% da altura total das árvores. Todos os indivíduos coletados encontravam-se com a copa acima do dossel e a primeira bifurcação localizada na altura do dossel.



Figura 5: Localização dos indivíduos de *S. parhyba* identificados na área de estudo. Círculos brancos representam os indivíduos coletados, círculos amarelos representam os indivíduos vivos e círculos vermelhos representam os indivíduos mortos não coletados.

Tabela 1: Relação dos indivíduos de *S. parahyba* ocorrentes na região de estudo com seus respectivos valores de altura, diâmetro a altura do peito (DAP) e sua posição na mata e situação de coleta.

INDIVÍDUO	ALTURA (m)	DAP (cm)	POSIÇÃO	SITUAÇÃO
1	25	69	Emergente/borda	Morto/coletado
2	26	60	Emergente/borda	Morto/coletado
3	26	36	Emergente/borda	Senescente/coletado
4	22	29	Emergente/borda	Morto/coletado
5	28	67	Emergente/borda	Morto/coletado
6	24	42	Emergente/borda	Morto/coletado
7	23	40	Emergente/borda	Morto/não coletado
8	15	51	Emergente/borda	Senescente/coletado
9	22	44	Emergente/borda	Morto/coletado
10	25	52	Emergente/borda	Morto/coletado
11	22	29	Emergente/borda	Senescente/coletado
12	31	46,5	Emergente/borda	Morto/coletado
13	30,5	53	Emergente/borda	Morto/coletado
14	29,5	44	Emergente/borda	Morto/coletado
15	28,5	32	Emergente/borda	Senescente/coletado
16	25	38	Emergente/borda	Morto/coletado
17	22	53	Emergente/borda	Morto/coletado
18	29	76	Emergente/borda	Morto/coletado
19	25	69	Emergente/interior	Morto/coletado
20	20	39	Emergente/interior	Morto/coletado
21	24	60	Emergente/interior	Morto/coletado
22	23	40	Emergente/borda	Morto/coletado
23	20	35	Emergente/borda	Morto/coletado
24	28	50	Emergente/borda	Morto/não coletado
25	27	35	Emergente/borda	Morto/coletado
26	25	37	Emergente/borda	Morto/coletado
27	14	30	Emergente/borda	Morto/não coletado
28	12	23	Emergente/borda	Morto/não coletado
29	27	68	Emergente/borda	Morto/não coletado
30	30	72	Emergente/borda	Morto/não coletado
31	28	50	Emergente/borda	Morto/não coletado
32	5	10	Sob dossel/interior	Vivo/não coletado
33	6	19	Sob dossel/interior	Vivo/não coletado
34	26,5	29	Emergente/interior	Morto/coletado
35	17,5	16	Emergente/interior	Morto/não coletado
36	25	53	Emergente/borda	Morto/coletado
37	25	42	Emergente/interior	Morto/coletado
38	24	60	Emergente/interior	Morto/coletado
39	17	27	Emergente/interior	Morto/coletado
40	25	60	Emergente/interior	Morto/coletado
41	18	22	Emergente/interior	Morto/coletado
42	22	27	Emergente/interior	Morto/coletado
43	25	45	Emergente/interior	Morto/coletado
44	4	8	Sob dossel/interior	Vivo/não coletado
45	4,5	9	Sob dossel/interior	Vivo/não coletado
46	12	22	Sob/dossel/borda	Vivo/não coletado

De cada indivíduo foram obtidos discos a altura do peito (DAP – 1 m e 30 cm) com cerca de 15 cm de espessura e discos dos ramos a um metro da primeira bifurcação para realização das análises anatômicas e físico-químicas. A figura 6 mostra que o lenho dos indivíduos coletados não apresentou danos visíveis relacionados a ataque biótico.



Figura 6: Imagens do lenho de indivíduos de *S. parahyba* imediatamente após a coleta.

3.5 Preparo das amostras do lenho

Os 33 discos coletados na região do DAP e dos ramos da primeira bifurcação foram polidos em lixadeira industrial de cinta para visualização e seleção dos raios utilizados para as análises. Como a marcação dos anéis de crescimento ao longo dos discos apresentou-se homogênea, foi selecionado apenas um raio de cada amostra.

Os raios selecionados foram cortados em serra de fita e posteriormente polidos com equipamento desenvolvido que utiliza lixas d'água de granulometrias crescentes (120-1200 grãos/mm²) e jato d'água para destacar a marcação dos anéis de crescimento e desobstrução dos vasos.

3.6 Datação cruzada

As imagens das amostras do lenho das 33 árvores foram capturadas em câmera fotográfica da marca Canon EOS Digital Rebel XTI com lente macro EF 100 mm, acoplada a suporte fotográfico. As fotos foram montadas no software Adobe Illustrator CC para visualização de todo o comprimento do raio da amostra. A largura dos anéis de crescimento foi determinada com auxílio do programa Image Pro Plus versão 6.3.

Cabe esclarecer que, para o desenvolvimento de uma cronologia confiável, é necessário realizar a datação cruzada (DREW *et al*, 2012) que representa o controle de qualidade das mensurações empregando-se o programa COFECHA (HOLMES, 1983). Este programa analisa estatisticamente a largura dos anéis de crescimento e identifica possíveis problemas relacionados à presença de anéis falsos ou ausentes (FRITTS, 1976).

Assim, a largura dos anéis de crescimento foi transformada em séries cronológicas que permitiram a sincronização e melhor interpretação dos dados (STOKES & SMILEY, 1968; DRAKE & NAIMAN 2007; SPEER, 2010). Esta análise determinou quais anéis eram verdadeiros e qual o ano exato de formação, feito isso, demos sequência às demais análises.

3.7 Análises alométricas

Para as análises alométricas referentes as variações que ocorrem ao longo dos anéis de crescimento, foram considerados parâmetros anatômicos relativos a vasos e fibras, intensidade da autofluorescência da lignina na parede dos vasos e densidade aparente.

3.7.1 Mensuração do diâmetro e frequência dos vasos

Das 33 árvores coletadas, foram selecionados 10 indivíduos que apresentaram os maiores valores de intercorrelação obtidos por meio do programa, para a mensuração do diâmetro e frequência de vasos. Por meio do programa Image Pro Plus versão 6.3, foram mensurados todos os diâmetros e a frequência dos vasos de cada anel de crescimento num raio de 29 mm de largura, sendo necessário $n > 100$ por anel de cada árvore para realização dos cálculos da arquitetura hidráulica (MCCULLOH *et al.*, 2011).

3.7.2 Mensuração da espessura da parede das fibras

Dos mesmos 10 indivíduos, de cada anel de crescimento, foram retirados fragmentos para a dissociação do lenho. Os fragmentos foram amolecidos em solução de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio 1:1, em estufa a 60°C por 48 horas, lavados posteriormente em água corrente e corados com safranina 1% (BERLYN & MIKSCHE, 1976). Com o lenho dissociado, foram preparadas lâminas provisórias para a análise e mensuração da espessura da parede das fibras, sendo adotado $n = 25$.

3.7.3 Mensuração da espessura da parede dupla dos vasos e da intensidade da autofluorescência da lignina da parede dos vasos

Desses mesmos 10 indivíduos, foram selecionados cinco indivíduos, de forma aleatória, para as mensurações da espessura da parede dupla dos vasos e da intensidade da autofluorescência da lignina da parede dos vasos. De cada indivíduo, foram analisados os 10 últimos anéis de crescimento mais próximos à casca com o objetivo de reduzir a influência endógena de crescimento relacionada à idade das árvores.

Foram cortados corpos de prova (1,0 cm X largura do anel X 1,5 cm) orientados no plano transversal. Para confecção das secções anatômicas, as amostras foram cozidas por 5 minutos em água destilada, álcool 70% e glicerina 100% nas proporções 1:1:1 e seccionadas transversalmente em micrótomo de deslize (Leica SM2000R), com espessura de 25 μm .

Secções de cada anel de crescimento foram clarificadas com hipoclorito de sódio a 60%, lavadas com água destilada e coradas com solução aquosa (9:1) de azul de astra e

safranina (1%) (KRAUS & ARDUIN, 1997). As lâminas provisórias foram montadas em glicerina 60%.

As imagens para mensuração de espessura de parede dupla dos vasos foram capturadas em objetiva de 10X (microscópio Olympus modelo BX51). Foram fotografados todos os vasos múltiplos presentes na secção do anel de crescimento. As análises e mensurações das imagens foram realizadas com auxílio do software Image – Pro plus 6.3.

Para a análise de intensidade da autofluorescência da lignina, as secções de cada anel de crescimento foram lavadas com água destilada e infiltradas em solução de glicerina 50% em tampão fosfato 0,01M pH 9,0 durante 15 minutos, esta mesma solução foi utilizada como meio de montagem das lâminas provisórias (DONALDSON, 2013).

As imagens Z Stack foram capturadas utilizando o microscópio Confocal LSM 510, objetiva C-Apochromat 40X/1.2 W corr com imersão em água, excitação de 364 nm (UV), espectro de emissão 400 – 650 nm. Esta técnica permite a análise da intensidade da autofluorescência emitida pelos fluoróforos da lignina. Em cada anel de crescimento, foi realizada a captura da imagem da parede de cinco vasos.

Para análise quantitativa da intensidade de fluorescência emitida pela lignina foi utilizado o software Zen 2012 (Blue Edition). A simetria longitudinal das paredes de vaso ao longo do eixo Z permitiram realizar mensurações 2D em todos os cortes ópticos.

A mensuração da intensidade foi feita nos 10 cortes medianos das imagens Z Stack e, em cada corte, foram mensurados cinco pontos ao longo de cada parede de vaso, totalizando 250 medidas para cada anel de crescimento.

3.7.4 Densitometria de raio X

Para a análise de densitometria de raio X, foram utilizados os mesmos 10 indivíduos citados no item 3.6.1. As amostras foram cortadas, fixadas e coladas em suporte de madeira, seccionadas transversalmente em equipamento de serra circular paralela (2,0 mm de espessura) e acondicionadas em sala de climatização (20°C, 60% UR, 24 h) até atingirem 12% de umidade. (AMARAL & TOMAZELLO FILHO, 1998). Em seguida, as amostras foram posicionadas em suporte metálico e transferidas para o compartimento interno blindado do equipamento QTRS modelo 01X. Um feixe colimado de raio X realizou a varredura (escaneamento contínuo) no sentido medula-casca.

A intensidade dos raios X que atravessaram o lenho foi analisada e transformada em valores de densidade aparente pelo Software QMS, originando um arquivo DAT (relatório da análise com valores de densidade aparente do lenho a cada 80 µm. (QMS, 1999).

O arquivo foi transportado para o software Microsoft Office Excel e na sequência foram construídos os perfis radiais de densidade aparente do lenho. Com os perfis de densidade aparente de cada raio foram determinadas a densidade máxima, mínima e média dos anéis de crescimento.

3.7.5 Cálculos de arquitetura hidráulica

O cálculo do potencial de condutividade hidráulica foi realizado a partir do ano de 1994, uma vez que os anéis de crescimento próximos a medula não apresentaram suficiente nitidez para correta mensuração após o polimento das amostras. O potencial de condutividade hidráulica (K_p) dos anéis de crescimento foi obtido por meio da fórmula abaixo utilizando os valores do diâmetro dos vasos:

$$K_p = (\pi\rho/128\eta) \sum (d_i^4)$$
 onde $i = 1$ ou n vasos, ρ = densidade da água (998,2 kg m⁻³ à a 20°C e η é a viscosidade da água (1,002 x 10⁻⁹ MPa s⁻¹ a 20°C), K_p , kg m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹ (TYREE & EWERS, 1991).

A porcentagem de perda de condutividade hidráulica em cada anel de crescimento foi estimada a partir da proporção dos vasos com diâmetro maior do que 44 µm, pois segundo Sperry *et al.* (2008) a possibilidade de cavitação induzida por seca é quase nula em elementos condutores com diâmetro abaixo desse valor:

$$\% \text{ perda de condutividade} = 100 (\sum (d \geq d_c)^4) / \sum d^4$$
 onde d é o diâmetro de 1 ou n vasos, d_c é o diâmetro de cavitação = 44 µm (DAVIS *et al.*, 1999).

Para o cálculo do “Conduit tapering”, que consiste na redução gradual do diâmetro dos elementos condutores no sentido axial base-topo, as imagens das amostras dos ramos da primeira bifurcação foram capturadas em câmera fotográfica da marca Canon EOS Digital Rebel XTI com lente macro EF 100 mm, acoplada a suporte fotográfico. As imagens foram analisadas por meio do programa Image Pro Plus versão 6.3, sendo mensurados todos os diâmetros dos vasos dos últimos anéis de crescimento presentes nos ramos num raio de 29 mm de largura.

Com as mensurações dos diâmetros dos vasos de cada anel de crescimento, foram realizados os cálculos do diâmetro hidráulico (Dh), sendo este a média do diâmetro do lume do vaso de acordo com a Lei de Hagen-Poiseuille considerando que o lume seja circular:

$$Dh = (\sum d^4/n)^{1/4}$$
 onde d é o diâmetro de cada condutor (MCCULLOH *et al.*, 2010).

Os valores do diâmetro hidráulico (Dh) no DAP (Dh_0) e nos ramos (Dh_{N-1}) dos últimos anéis de crescimento no sentido medula-casca foram utilizados para calcular o “Conduit-tapering”, sendo utilizada a fórmula:

$T = Dh_0 / Dh_{N-1}$ separadamente para cada anel de crescimento (ANFODILLO *et al.*, 2005).

3.7.6 Segregação do lenho juvenil e determinação do teor de carbono dos anéis de crescimento

A segregação do lenho juvenil do lenho maduro foi realizada por meio de duas regressões lineares simples utilizando os dados da largura dos anéis de crescimento. Aplicou-se uma regressão para a parte ascendente da distribuição dos pontos e outra para a parte em que a distribuição se apresentou constante. Após este procedimento, foram realizadas análises de regressão com os valores acumulados da largura dos anéis de crescimento das respectivas fases com objetivo de determinar o padrão de crescimento dos dois tipos de lenho.

Para a determinação do teor de carbono dos anéis de crescimento, foi estabelecido o volume de cada anel por meio dos valores de área e espessura da amostra (considerando que a espessura era de 1 cm). Como a densidade é a relação massa/volume, foi calculado o valor da massa de cada anel de crescimento com base na densidade aparente (10% umidade); em seguida, determinou-se a massa do lenho absolutamente seco por meio de regra de três, considerando a umidade de 10%. A massa de carbono de cada anel de crescimento foi determinada como 50 % do valor da massa seca conforme Bettinger *et al.* (2008).

3.7.7 Análises estatísticas das características do lenho

Para determinar como a variação das características do lenho ao longo dos anéis de crescimento influenciam na alometria da espécie *Schizolobium parahyba*, foram realizadas análises de correlação e regressões entre as características de cada anel de crescimento no programa estatístico R, pacote Vegan (R CORE TEAM, 2015).

3.8 Dendrocronologia

Foram construídas cronologias a partir dos dados de largura dos anéis de crescimento, densidade máxima, média e mínima, diâmetro máximo, médio e mínimo de vaso e espessura da parede de fibra.

Com o objetivo de evitar que as cronologias finais apresentassem influência de sinais não relacionados ao clima, como por exemplo influências endógenas de crescimento, foi realizado o “detrending”, que padroniza os dados com o ajuste das mensurações originais. Para isto, foi utilizado o pacote `dplR` do programa estatístico R (COOK & KAIRIUKSTIS, 1990), que permitiu que as séries individuais fossem padronizadas matematicamente.

A curva exponencial negativa é considerada a forma mais conservativa de “detrending”, por ser comum ao padrão de crescimento de muitas árvores, uma vez que representa a redução da largura do anel no sentido medula-casca até sua estabilização (SPEER, 2010). Em nossas análises, quando a curva exponencial não se enquadrava, o próprio programa adotou o modelo linear.

Após a padronização dos dados, o programa produziu cronologias residuais, que contém apenas a influência climática, para serem utilizadas nas análises de correlação com os parâmetros ambientais.

Para cada cronologia residual, o programa também calculou o EPS (“Expressed Signal Population”), que mostra o nível de representatividade dos sinais climáticos nas amostras coletadas, garantindo a qualidade da cronologia. Valores acima que 0,85 demonstraram níveis significativos de representatividade. (WIGLEY *et al.*, 1984, FOWLER & BOSWIJK, 2003).

3.8.1 Análises de correlação das cronologias com os parâmetros ambientais

Para análise de correlação das cronologias residuais com as variáveis climáticas, um dos modelos estatísticos mais utilizados é a função de correlação que consiste em coeficientes estimados por correlação de Pearson (ZANG & BIONDI, 2015). O termo função indica a sequência de coeficientes computados entre as cronologias e as variáveis climáticas mensais referentes ao ano anterior e corrente da estação de crescimento (BIONDI & WAIKUL 2004). Para resultados mais precisos, os intervalos de confiança foram calculados com permutação bootstrap (1000 randomizações). Todas as análises foram realizadas com o pacote `BootRes` do programa estatístico R (ZANG & BIONDI, 2013). A correlação foi calculada com intervalo de confiança de 0,01.

Como a relação do crescimento das árvores com o clima pode se alterar ao longo do tempo, foi calculada a correlação temporal entre as cronologias residuais de largura do anel de crescimento e densidade média com as variáveis climáticas, com o objetivo de avaliar a estacionariedade das respostas do crescimento relacionadas ao clima. Para a realização de análises temporalmente independentes, as cronologias foram divididas em diferentes escalas com intervalos de 10 anos, sendo utilizado intervalo de confiança de 0,05.

4 RESULTADOS

4.1 Datação cruzada

O comprimento da cronologia da largura dos anéis de crescimento (RW) (Fig. 7) foi de 22 anos. Foram analisados 554 anéis de crescimento e a média da largura dos anéis foi de 14,11 mm. A intercorrelação entre as séries foi de $R=0,582$ e a sensibilidade média entre os indivíduos foi de 0,410, o que indica influência do clima no crescimento da espécie. Valores de intercorrelação maiores do que 0,40 indicam que a datação cruzada foi realizada com sucesso e que as árvores apresentaram forte resposta ao sinal climático da região (GRISSINO-MAYER, 2001). As análises mostraram a ausência de marcação de anel de crescimento entre os anos de 2008 e 2009 na maior parte dos indivíduos estudados.

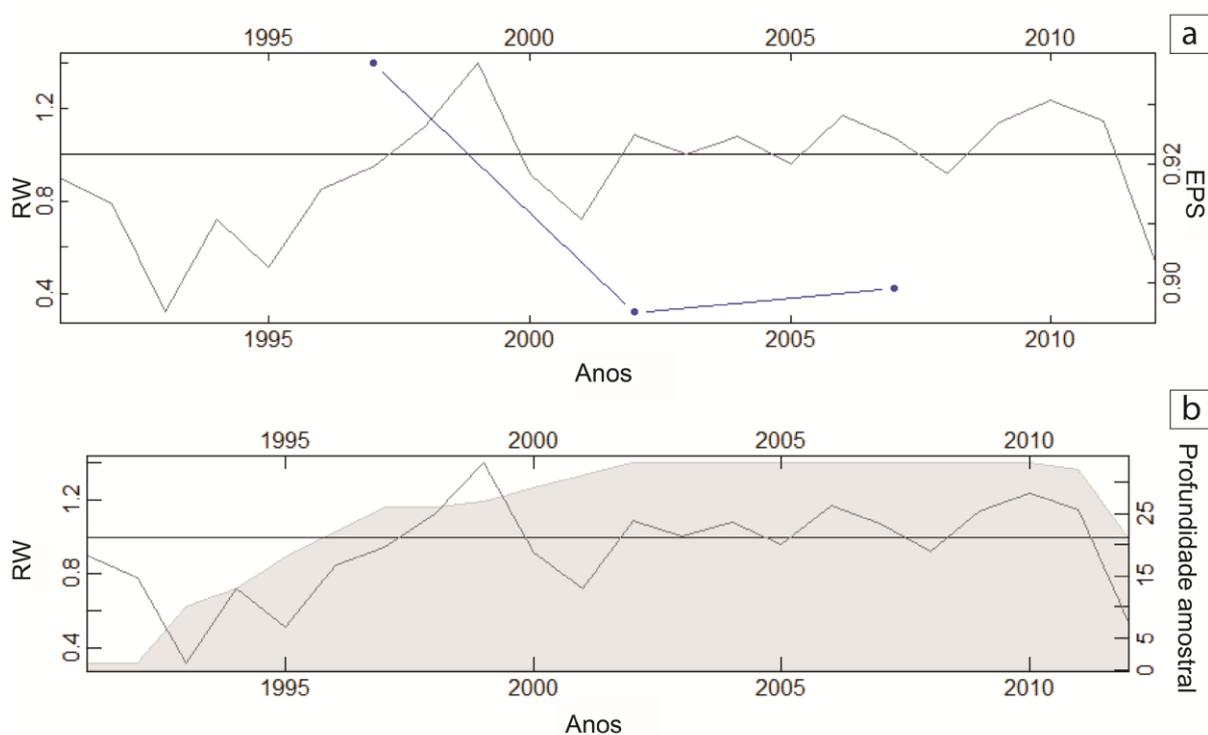


Figura 7 a) Cronologia residual da largura dos anéis de crescimento de *S. parahyba* e o valor do EPS calculado; b) Profundidade amostral ao longo da cronologia. EPS = Expressed Signal Population, RW = Cronologia da largura do anel de crescimento.

4.2 Análises alométricas

Para as análises alométricas foram considerados parâmetros relacionados a arquitetura hidráulica e as variações quantitativas do lenho, além das propriedades físico-químicas (lignina e densidade), uma vez que estas influenciam as características dos anéis de crescimento.

4.2.1 Arquitetura hidráulica

O potencial de condutividade hidráulica aumentou ao longo do crescimento dos indivíduos de *S. parahyba*, variando de 0,000526 a 0,050362 Kg MPa⁻¹ m⁻¹ s⁻¹. Houve redução do potencial de condutividade hidráulica no ano de 2012 (Fig. 8a). Em *S. parahyba*, o diâmetro médio dos vasos da região do DAP foi de 234 µm e o diâmetro médio dos vasos do ramo foi de 222 µm, o valor médio de “Conduit tapering” ao longo dos anos considerados foi de 1,0686, o que indica um valor médio ideal de “tapering”, uma vez que, de acordo com Anfodillo *et al.* (2005), este deve ser maior do que 1 (Fig. 8b).

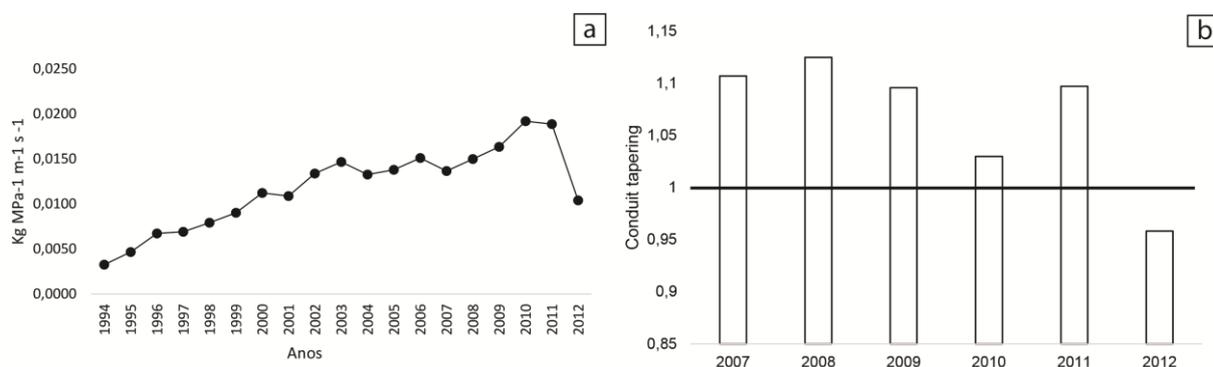


Figura 8: a) Variação do potencial de condutividade hidráulica dos indivíduos de *S. parahyba* ao longo dos anos de 1994 a 2012; b) Variação do “Conduit tapering” em *S. parahyba* ao longo dos anos de 2007 a 2012 (valores abaixo de 1 indicam possível falha da condutividade).

A variação do potencial de condutividade hidráulica ao longo dos anos é determinada pelas características anatômicas dos vasos. A figura 9 mostra as variações dos valores de máximo diâmetro (Fig. 9a), mínimo diâmetro (Fig. 9b) e frequência de vasos (Fig. 9c) nos anéis de crescimento ao longo dos anos em *S. parahyba*; houve aumento dos valores de diâmetro de vaso em 2011 e redução tanto do diâmetro quanto da frequência em 2012.

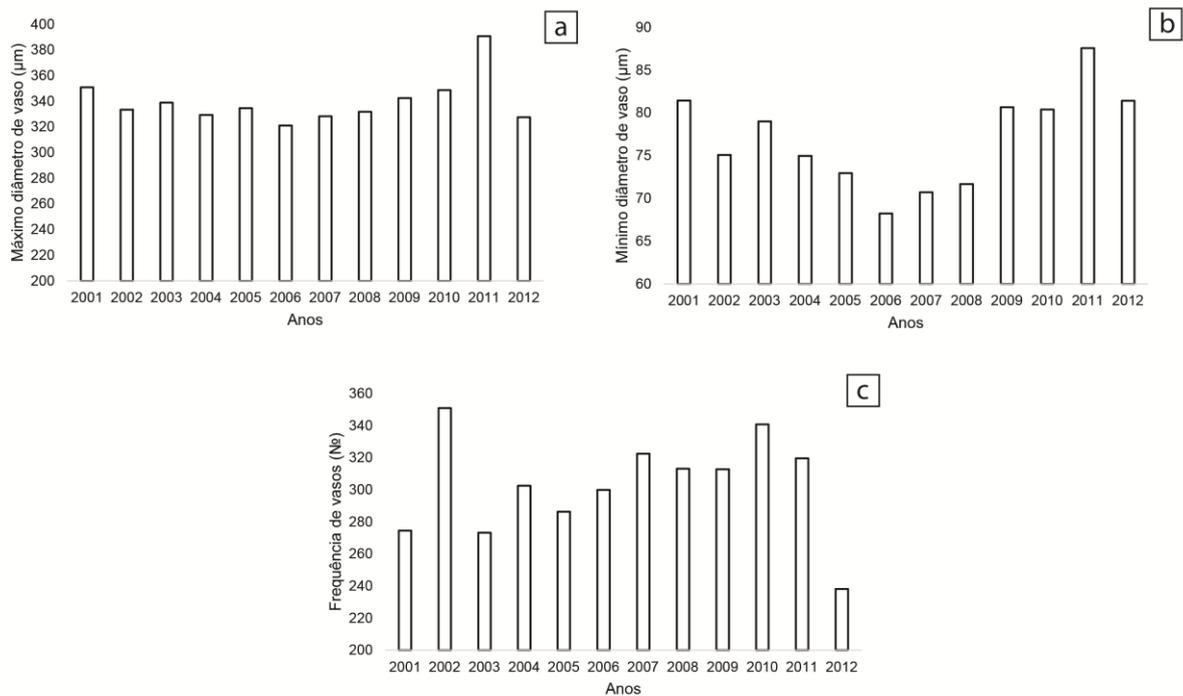


Figura 9: a) Variação dos valores de máximo diâmetro de vaso ao longo dos anos de 2001 a 2012; b) Variação dos valores de mínimo diâmetro de vaso ao longo dos anos de 2001 a 2012; c) Variação da frequência de vaso ao longo dos anos de 2001 a 2012 que correspondem ao lenho maduro (como se vê na figura 10).

A porcentagem de perda de condutividade em *S. parahyba* foi alta, variando entre 99,8% e 100%, uma vez que o diâmetro médio dos vasos nos indivíduos estudados foi de 188,06 µm e somente elementos condutores com diâmetro abaixo de 44 µm são efetivamente seguros (SPERRY *et al.* 2008).

4.2.2 Variação quantitativa do lenho ao longo dos anéis de crescimento

S. parahyba apresentou maior taxa de crescimento entre 1991 e 1999, quando comparada com os anos posteriores de 2000 a 2011, separando o período de formação do lenho juvenil e o do lenho maduro (Fig. 10a). A variação da transição entre lenho juvenil e maduro (1999/2000), assim como o período da morte (2011/2012), não foram incluídas na análise.

Após identificarmos diferença no padrão de crescimento entre as duas fases, realizamos a análise de crescimento acumulado. Observamos padrão de crescimento exponencial positivo durante a fase juvenil, que foi alterado para crescimento linear quando os indivíduos atingiram a fase madura (Fig. 10b, c e d).

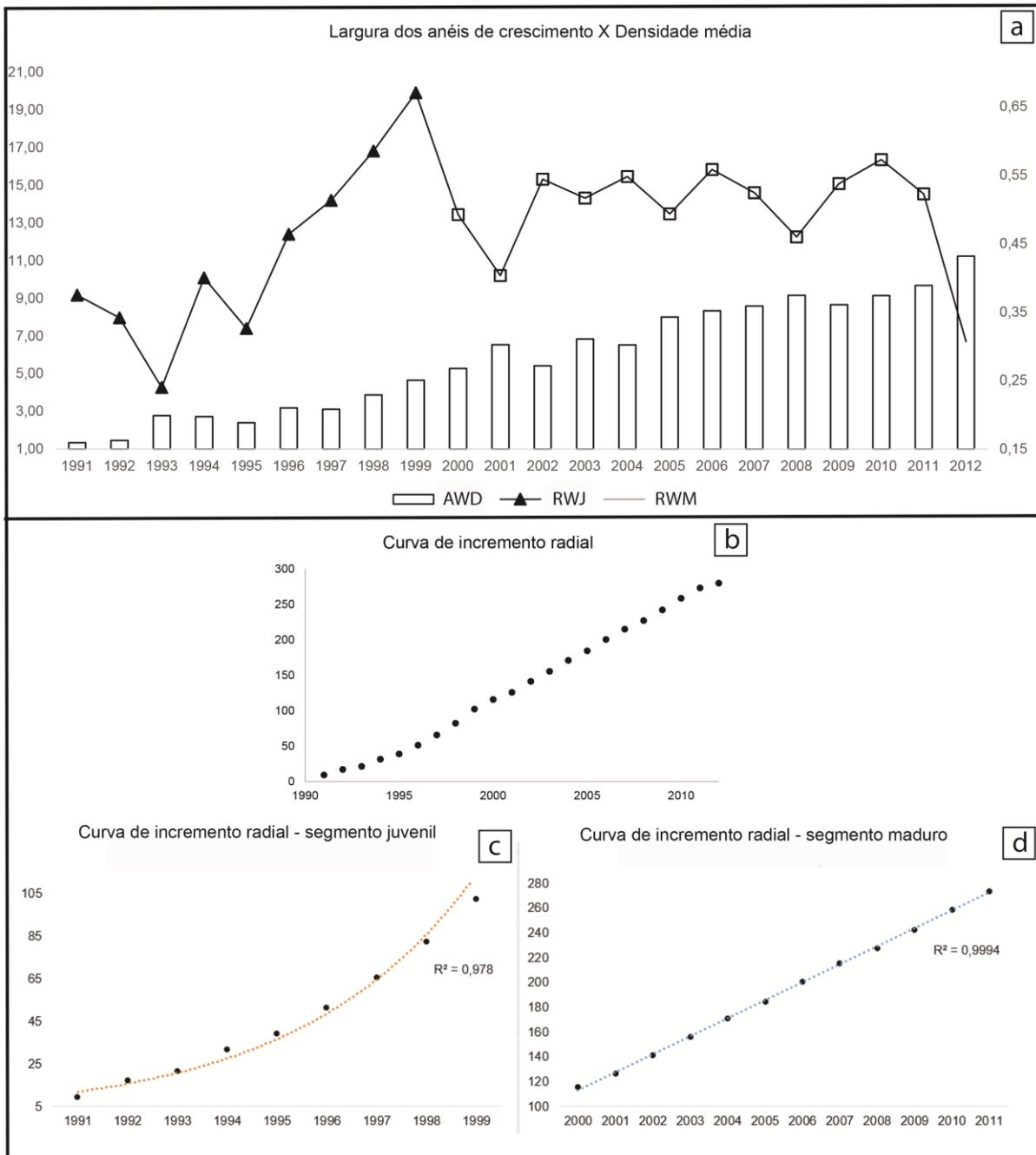


Figura 10: a) Variação da largura do anel de crescimento e perfil radial da densidade média do lenho de *S. parahyba* entre os anos de 1991 a 2012. RWJ = anel de crescimento referente ao lenho juvenil, RWM = anel de crescimento referente ao lenho maduro e AWD = densidade média; b) Curva de incremento radial dos indivíduos de *Schizolobium parahyba*; c) Linha de tendência representando o padrão de crescimento exponencial positivo da curva de incremento radial do segmento juvenil; d) Linha de tendência representando o padrão de crescimento linear da curva de incremento radial do segmento maduro.

A figura 11 mostra a variação dos valores de densidade aparente em *S. parahyba*, sendo os valores mínimos correspondem a região de lenho inicial enquanto os valores máximos correspondem a região de lenho tardio. A variação dos valores de densidade mínima e máxima entre os anéis de crescimento indica a influência ambiental na densidade do lenho da espécie.

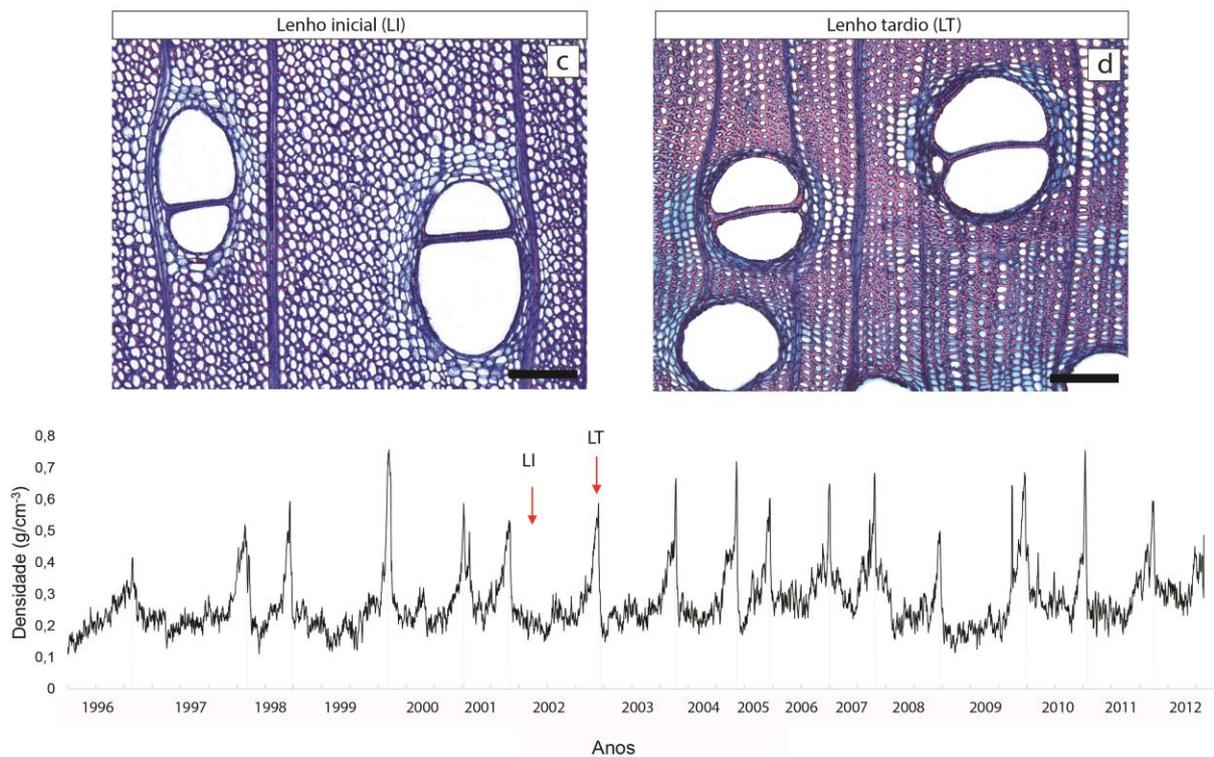


Figura 11: Perfil radial de densidade aparente de *S. parahyba* ao longo do raio da região do DAP. Setas indicam variação dos valores de densidade das regiões de lenho inicial (LI) e lenho tardio (LT) que compreendem um anel de crescimento. Barra = 200 μm .

As análises de regressão linear entre o teor de carbono, largura dos anéis de crescimento (Fig. 12a) e densidade média (Fig. 12b) mostraram que o teor de carbono se relacionou positivamente com a largura do anel e também com a densidade. Entretanto, estas duas características não se relacionaram entre si (Fig. 12c); tal resultado possivelmente indica que a deposição de carbono pode ser priorizada de formas diferentes no anel de crescimento.

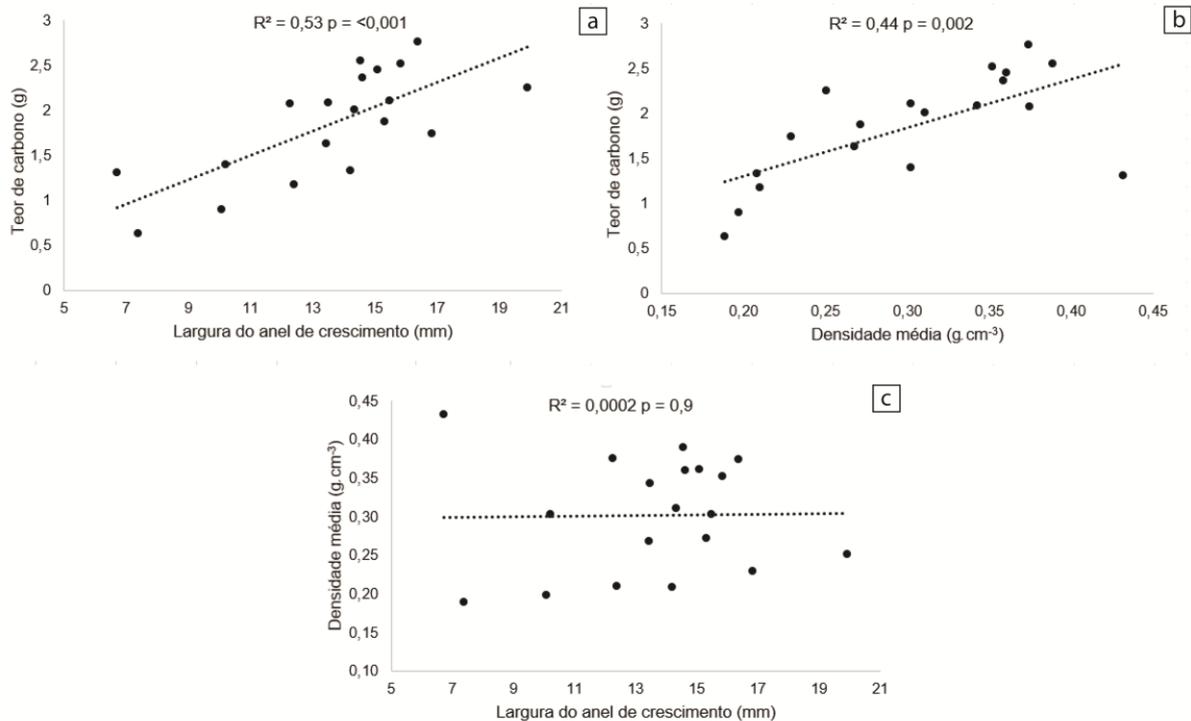


Figura 12: a) Regressão entre o teor de carbono e a largura dos anéis de crescimento; b) Regressão entre o teor de carbono e a densidade média; c) Regressão entre a largura dos anéis de crescimento e a densidade média dos indivíduos de *S. parahyba*.

De acordo com as análises de regressão, o potencial de condutividade hidráulica (Fig. 13a) e a densidade média (Fig. 13b) apresentaram relação positiva com a idade dos indivíduos de *S. parahyba*, indicando que quanto mais velha for a árvore maior serão os valores de condutividade e densidade.

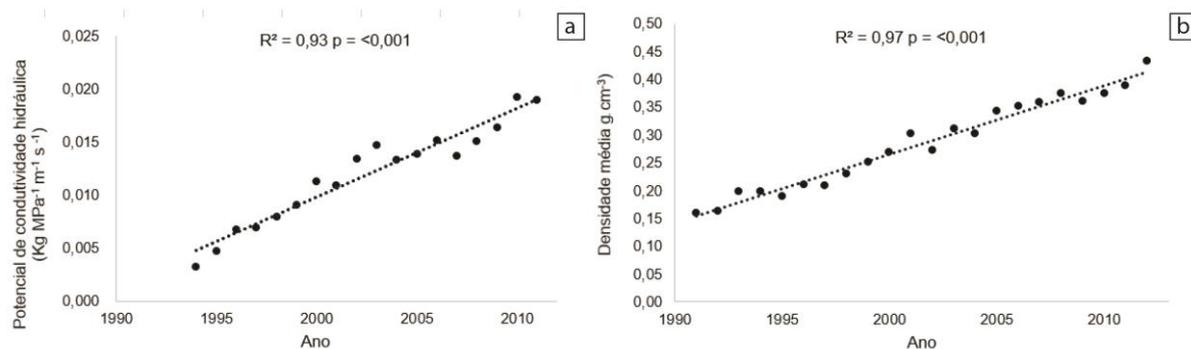


Figura 13: a) Regressão entre a idade e o Potencial de condutividade hidráulica dos indivíduos de *S. parahyba* de 1994 a 2012; b) Regressão entre a idade e a densidade média dos indivíduos de *S. parahyba* de 1991 a 2012.

As análises de correlação realizadas entre a largura dos anéis de crescimento da fase madura e “Conduit tapering” com a taxa de precipitação mensal correspondente mostraram valores significativos nos meses de outubro e novembro, respectivamente. Dessa forma, foram realizadas análises de regressão linear entre a largura dos anéis de crescimento da fase madura do lenho e a taxa de precipitação do mês de outubro.

A relação entre as duas variáveis foi negativa, ou seja, quanto menor a taxa de precipitação durante esse mês maior a largura do anel, portanto maior o incremento radial (Fig. 14a). Já os valores de “Conduit-tapering” mostraram relação positiva com a taxa de precipitação do mês de novembro, ou seja, quanto maior a precipitação no mês de novembro, maior foi o valor de ‘tapering’ do anel de crescimento (Fig. 14b), o indica maior segurança na condutividade hidráulica.

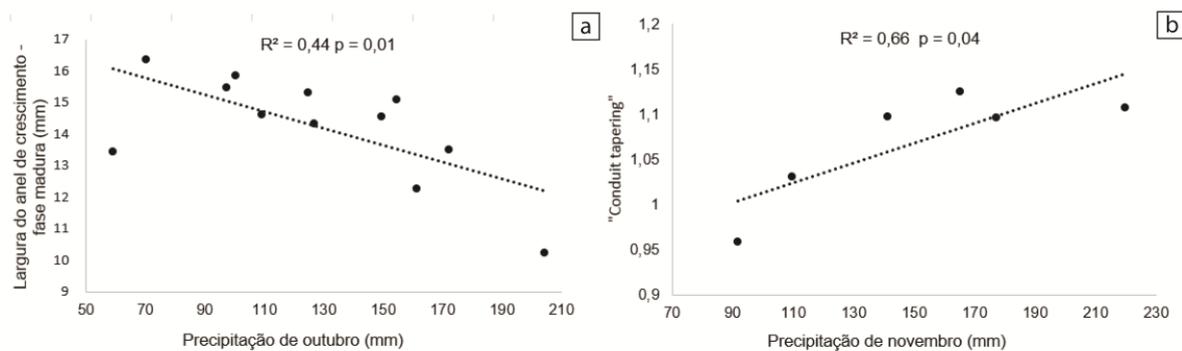


Figura 14: a) Regressão entre a largura do anel de crescimento – fase madura e a taxa de precipitação do mês de outubro; b) Regressão entre “Conduit tapering” e a taxa de precipitação do mês de novembro.

As análises de regressão linear entre as variáveis anatômicas revelaram que o a largura do anel de crescimento possui relação inversa com a deposição de lignina na parede dos vasos (Fig. 15a). Enquanto a deposição de lignina na parede dos vasos relaciona-se positivamente com a densidade do lenho (Fig. 15b) e negativamente com a frequência de vasos (Fig. 15c). Sendo assim, podemos inferir que anéis de crescimento com maior largura apresentaram redução da deposição de lignina na parede dos vasos e aumento da frequência dos mesmos e anéis de crescimento com menor largura apresentam maior densidade, maior deposição de lignina na parede dos vasos e também menor frequência de vasos. A figura 15d mostra a variação da deposição de lignina na parede dos vasos de *S. parahyba*, ao longo dos anos com aumento da lignificação em 2012.

Verificamos maior intensidade de autofluorescência da lignina na parede do vaso (Fig. 15e), o que indica a maior lignificação da parede desta célula em comparação com a parede de fibras e parênquima (axial e radial). A figura 15f mostra o aumento da lignificação da parede da fibra no final da camada do anel de crescimento seguida da redução desta lignificação no início da camada do anel adjacente.

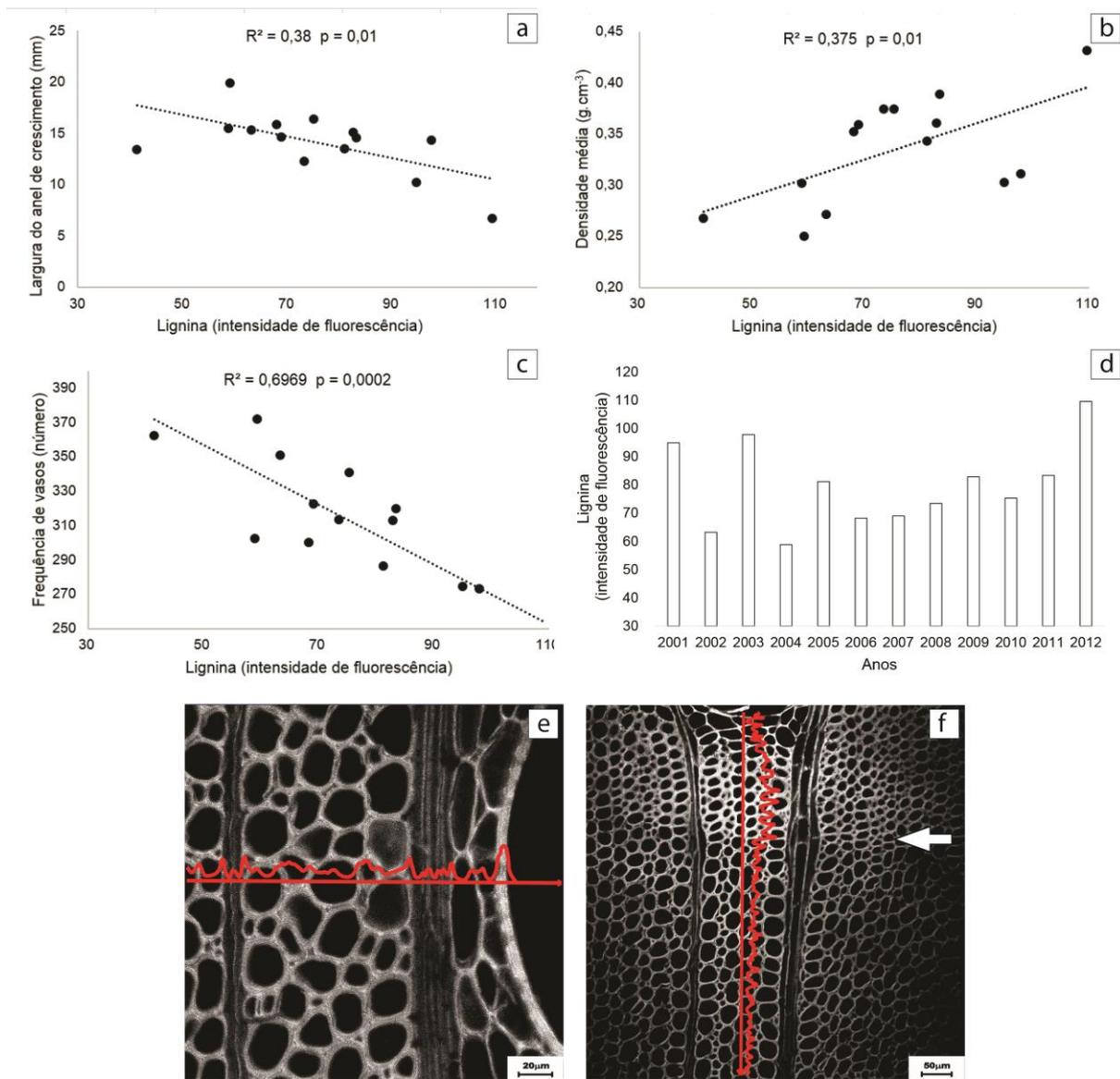


Figura 15: a) Regressão entre a largura do anel de crescimento e deposição de lignina na parede dos vasos em *S. parahyba*; b) Regressão entre a deposição de lignina na parede dos vasos e densidade média; c) Regressão entre a deposição de lignina na parede dos vasos e frequência de vasos; d) variação da deposição de lignina na parede dos vasos dos indivíduos de *S. parahyba* ao longo dos anos entre 2001 e 2012; e) Secção transversal do lenho de *S. parahyba* evidenciando intensidade de fluorescência na parede do vaso, linha vermelha representa perfil da variação de intensidade de lignina; f) Secção transversal do lenho evidenciando região de marcação de anel de crescimento com seta indicando a região de transição entre o lenho tardio do anel anterior e o lenho inicial do anel subsequente. Linha vermelha representa o perfil da variação de intensidade da lignina.

A análise de regressão múltipla mostra que o aumento da densidade por sua vez, acompanha o aumento do potencial de condutividade hidráulica e também o aumento da espessura da parede dupla dos vasos (Fig. 16). Tal resultado indica que a espécie, possivelmente, garante a segurança da condutividade hidráulica por meio do aumento da densidade e da espessura da parede dupla dos vasos.

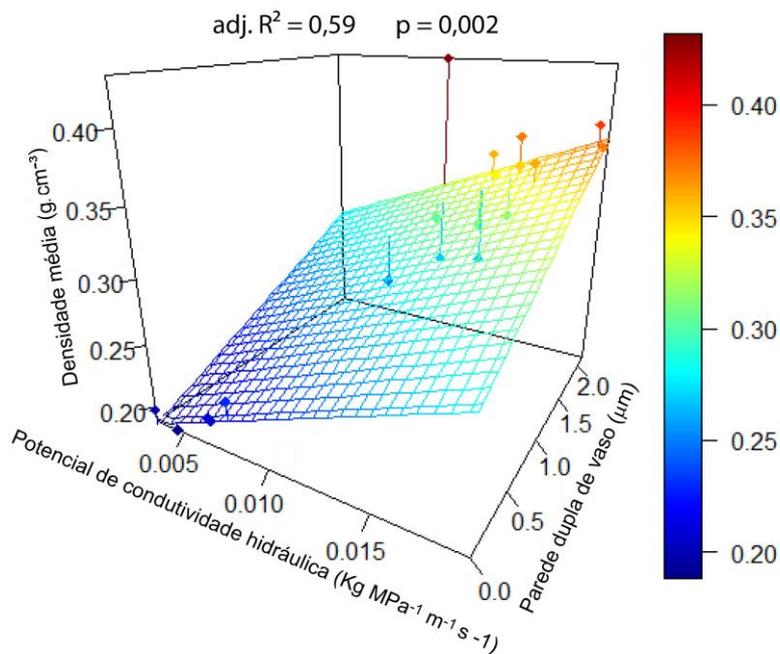


Figura 16: Regressão múltipla entre densidade média, potencial de condutividade hidráulica e espessura da parede dupla dos vasos de *S. parahyba*. Barra na lateral direita representa os valores de densidade média.

Para avaliar a interferência do potencial de condutividade hidráulica dos anéis anteriores na formação do anel subsequente, foi realizada a análise de regressão múltipla parcial. O potencial de condutividade hidráulica do anel de crescimento do ano anterior apresentou relação com densidade média do anel subsequente, o mesmo ocorreu com a soma do potencial de condutividade hidráulica dos dois anéis (ano corrente e anterior). Entretanto, esta relação não foi encontrada com a condutividade do ano corrente de formação do anel (Fig. 17a). Para determinar até quando esta influência ocorreu, foi realizada outra análise de regressão parcial com os valores de potencial de condutividade hidráulica dos anos anteriores. Tal análise mostrou forte associação dos três últimos anos na determinação da densidade do anel em formação. Isso indica a importância do potencial de condutividade hidráulica dos anos anteriores na formação do anel de crescimento subsequente (Fig.17b), bem como a influência do padrão de arquitetura hidráulica dos anéis antigos na eficiência/segurança da condutividade da planta no ano corrente de crescimento.

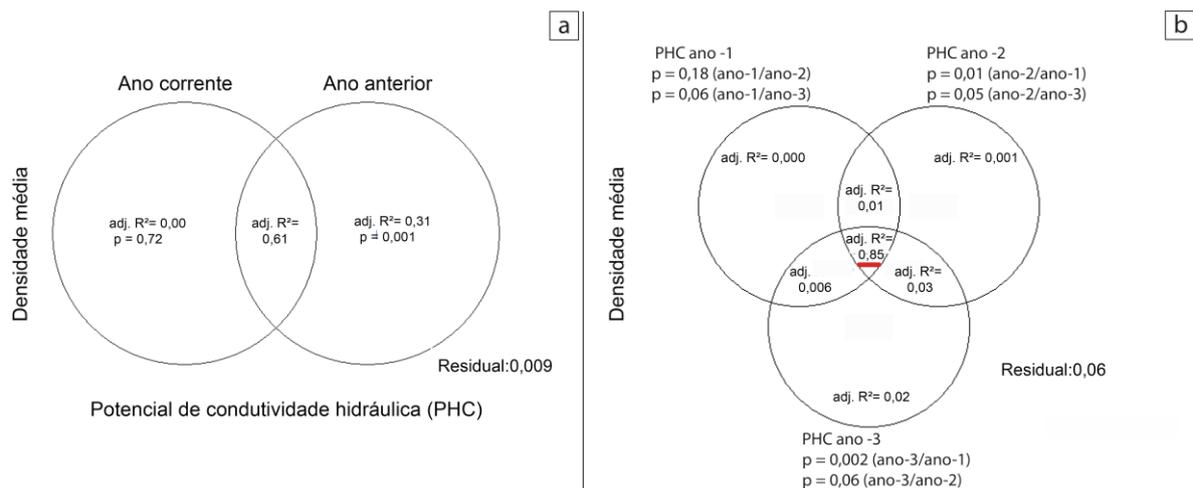


Figura 17: a) Regressão múltipla parcial da densidade média e potencial de condutividade hidráulica de *S. parahyba*. Circunferência à esquerda representa o valor de potencial de condutividade hidráulica do ano corrente de crescimento do anel e circunferência à direita representa o valor de potencial de condutividade hidráulica do ano anterior de crescimento do anel. Os respectivos valores de R ajustado e significância encontram-se no interior das circunferências; a análise foi realizada no período de 1994 a 2011; b) Regressão múltipla parcial entre a densidade média e o potencial de condutividade hidráulica de *S. parahyba* dos três anos anteriores. Os respectivos valores de R ajustado encontram-se no interior das circunferências e os respectivos valores de significância encontram-se ao lado superior das circunferências.

4.3 Dendrocronologia

A tabela 2 mostra o comprimento das cronologias desenvolvidas com as variáveis anatômicas e seus respectivos valores de EPS (Expressed Signal Population). As cronologias que apresentaram valores de EPS >0,85 foram: Largura do anel de crescimento (RW), Densidade máxima (MXD), Densidade média (AWD) e Densidade mínima (MWD).

Tabela 2: Lista das Cronologias construídas com as variáveis anatômicas e seus respectivos valores de EPS.

Cronologia	Comprimento	EPS
Largura do anel de crescimento (RW)	1991-2012	0,906
Densidade máxima (MXD)	1991-2012	0,890
Densidade média (AWD)	1991-2012	0,928
Densidade mínima (MWD)	1991-2012	0,896
Máximo diâmetro de vaso (MVD)	1994-2012	0,484
Médio diâmetro de vaso (AVD)	1994-2012	0,715
Mínimo diâmetro de vaso (MinVD)	1994-2012	-
Espessura da parede de fibra (FWT)	1999-2012	0,350

Apesar das cronologias relacionadas ao diâmetro de vasos e espessura da parede de fibra não apresentarem valor de EPS >0,85, as mesmas foram utilizadas na análise de correlação para auxiliar na determinação da influência climática nas características do lenho da espécie, uma vez que valores baixos de EPS são comuns no caso de cronologias baseadas em características anatômicas (OLANO *et al.*, 2013).

4.3.1 Correlação entre os parâmetros ambientais e características do lenho de *Schizolobium parahyba*

Segundo Marcati *et al.* (2008) o início da atividade cambial de *S. parahyba* se dá em agosto/setembro. Essa atividade permanece reduzida até outubro, quando surgem folhas jovens, sendo o seu auge nos meses de janeiro a março, durante o período de maior disponibilidade hídrica e presença de folhas maduras. Com a redução do período chuvoso, ocorre a redução da atividade cambial e o início de queda das folhas (Fig.18).

No presente estudo, definimos a estação de crescimento da espécie com base nos resultados de Marcati *et al.* (2008). Assim, para realização das análises de correlação das características do lenho com os parâmetros ambientais, o mês de agosto foi estabelecido como o início do crescimento (ano corrente) e os meses anteriores a agosto como ano anterior.

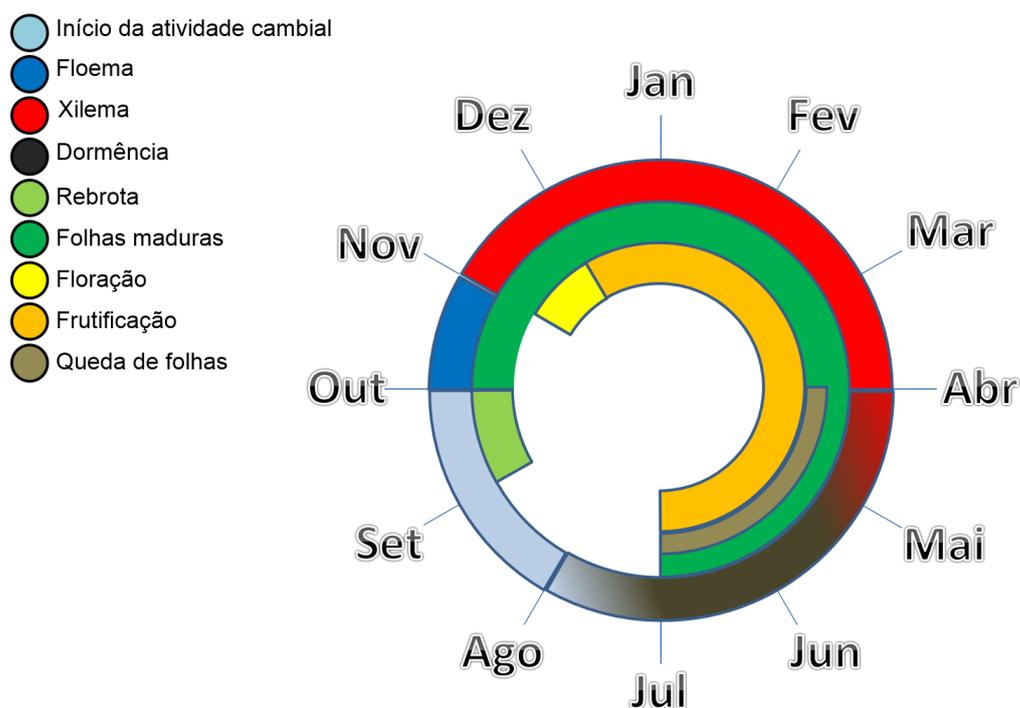


Figura 18: Fenologia e atividade cambial de *S. parahyba* adaptado de Marcati *et al.* (2008).

Para melhor compreensão de como o clima afeta as características do lenho que influenciam a alometria de *S. parahyba*, foram realizadas análises de correlação das principais características anatômicas da madeira com os parâmetros ambientais. Assumimos ainda que o

clima do ano anterior é determinante para o acúmulo de reservas (SPEER, 2010), portanto tem influência no crescimento no ano corrente. Assim, as análises de correlação entre as cronologias e os parâmetros ambientais foram realizadas tanto com dados do ano corrente quanto com os do ano anterior de crescimento. A figura 19 mostra a presença de grânulos de amido no interior das fibras do xilema, o que evidencia o acúmulo de carboidratos não-estruturais (reserva) na espécie.

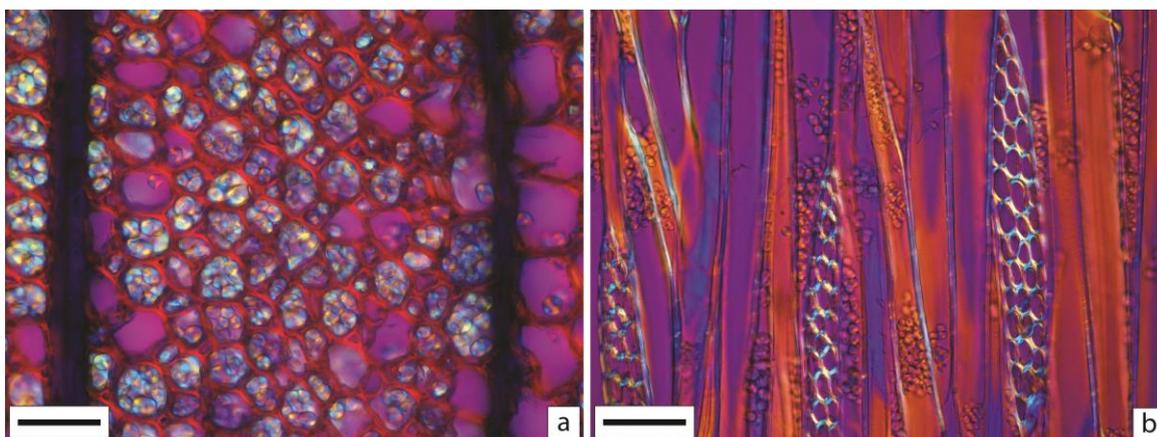


Figura 19: a) Secção transversal e b) Secção tangencial do lenho de *S. parahyba* sob luz polarizada onde se observa o acúmulo de grânulos de amido (reserva) no lume das fibras. Barras: 50 μm.

A largura do anel de crescimento (Fig. 20) foi influenciada positivamente pelo aumento da temperatura em agosto. No ano prévio de crescimento, relacionado ao acúmulo de reserva, a largura do anel apresentou correlação significativa positiva com pressão atmosférica em janeiro. Neste período, a pressão atmosférica teve o valor mais baixo durante todo ano (Fig. 2b).

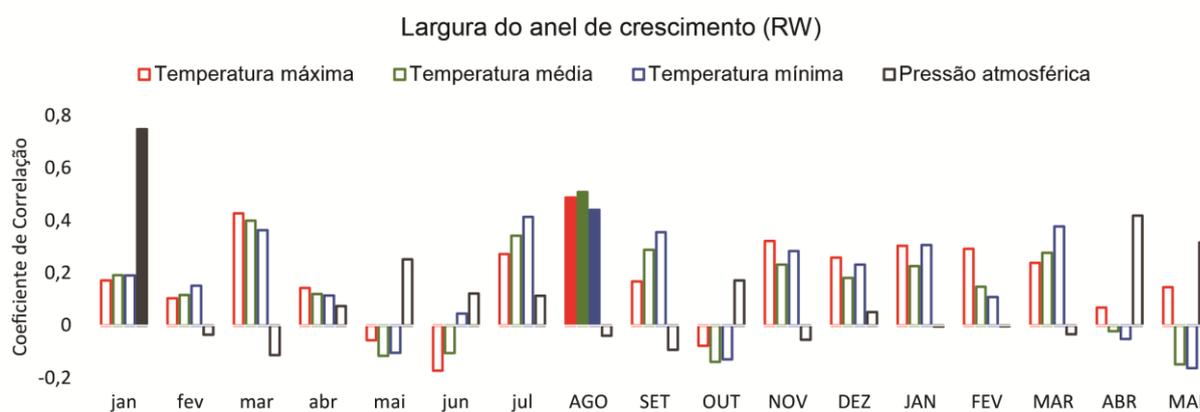


Figura 20: Correlação mensal da cronologia residual de largura de anel de crescimento de *S. parahyba* com os parâmetros ambientais: Temperatura máxima, média, mínima e pressão atmosférica. Barras preenchidas são referentes a correlações significativas com intervalo de confiança de 0,01. Meses com letra maiúscula referentes à estação de crescimento conforme Marcati *et al.*, (2008).

A densidade de *S. parahyba* mostrou ser influenciada principalmente pela disponibilidade hídrica dos meses de fevereiro e outubro. Consideramos que os valores de densidade mínima são referentes ao lenho inicial e os valores de densidade máxima referem-se ao lenho tardio. A densidade média é o valor médio de densidade do anel como um todo.

A densidade máxima apresentou correlação negativa significativa com umidade relativa, DPV, dias de chuva e nebulosidade em fevereiro do ano prévio de crescimento (Fig. 21a). A densidade máxima correlacionou-se principalmente com os parâmetros ambientais do mês de fevereiro do ano anterior de crescimento, período referente ao acúmulo de reserva.

A densidade média apresentou correlação negativa significativa com precipitação e balanço hídrico no mês de outubro, dias de chuva em fevereiro, tanto no ano anterior quanto no ano corrente de crescimento e nebulosidade nos meses de junho do ano anterior e maio do ano corrente de crescimento (Fig.21b).

A densidade mínima apresentou correlação significativa negativa com precipitação, SPEI (Índice Padronizado de Precipitação Evapotranspiração) e balanço hídrico no mês de outubro e nebulosidade no mês de maio do ano corrente de crescimento (Fig. 21c). Observamos grande influência dos parâmetros ambientais do mês de outubro do ano corrente na densidade mínima.

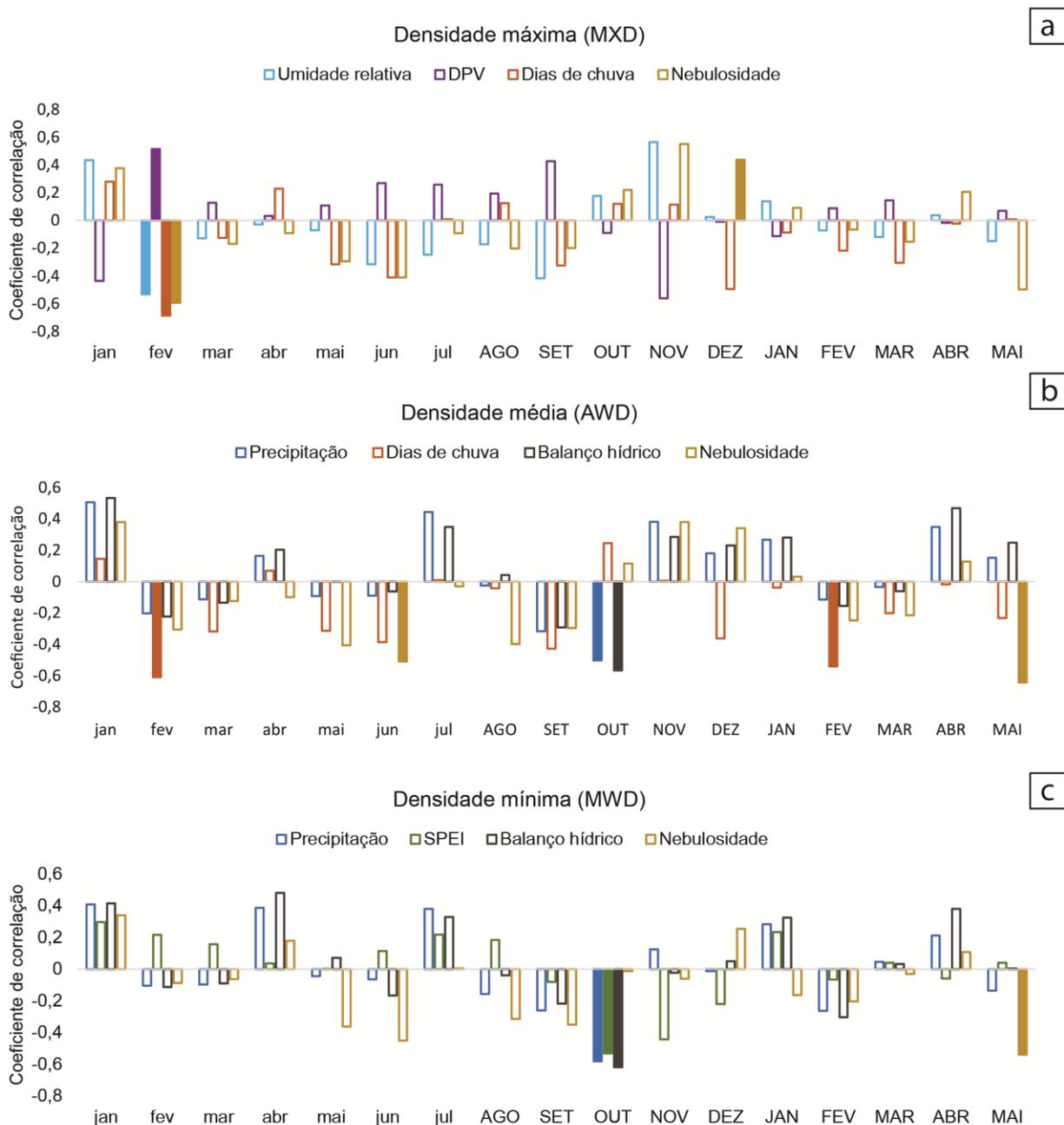


Figura 21: Correlação mensal da cronologia residual da densidade de *S. parahyba* com os parâmetros ambientais: a) Densidade máxima com Umidade relativa, Déficit de vapor de pressão (DPV), Dias de chuva e Nebulosidade; b) Densidade média com Precipitação, Dias de chuva, Balanço hídrico e Nebulosidade; c) Densidade mínima com Precipitação, SPEI (Índice Padronizado de Precipitação Evapotranspiração), Balanço hídrico e Nebulosidade. Barras preenchidas são referentes a correlações significativas com intervalo de confiança de 0,01. Meses com letra maiúscula referentes à estação de crescimento conforme Marcati *et al.*, (2008).

A espessura da parede de fibras é uma das variáveis anatômicas diretamente relacionada à densidade da madeira. Foi encontrada correlação positiva significativa entre esta característica e o índice SPEI em maio do ano corrente. A redução da precipitação (Fig 2d), balanço hídrico (Fig 2e), umidade relativa do ar (Fig 2a) e dos dias de chuva (Fig.2d) em abril

tiveram correlação significativa positiva com a espessura da parede das fibras no ano anterior de crescimento, relacionado ao período de reserva (Fig. 22).

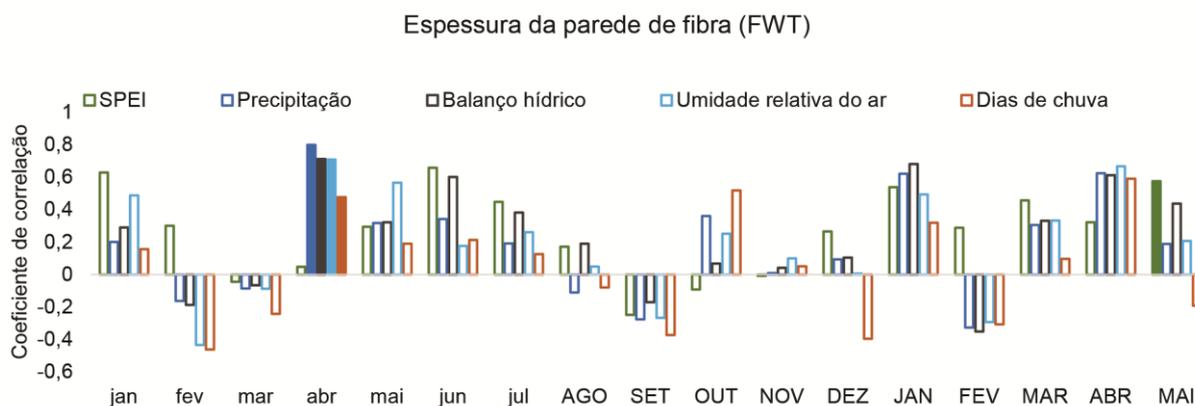


Figura 22: Correlação mensal da cronologia residual da Espessura da parede de fibra de *S. parahyba* com os parâmetros ambientais: SPEI, Precipitação, Balanço hídrico, Umidade relativa do ar e Dias de chuva. Barras preenchidas são referentes a correlações significativas com intervalo de confiança de 0,01. Meses com letra maiúscula referentes à estação de crescimento conforme Marcati *et al.*, (2008).

Os diâmetros máximo e médio de vaso (Fig. 23a e b) apresentaram correlação positiva com a precipitação em julho do ano anterior e novembro do ano corrente, enquanto o diâmetro mínimo (Fig. 23c) correlacionou-se negativamente com o número de dias de chuva e umidade relativa no mês de fevereiro do ano corrente.

Os diâmetros máximo e médio de vaso também apresentaram correlação negativa (Fig.23a e b) com a redução da nebulosidade no mês de maio, tanto do ano prévio quanto do ano corrente de crescimento.

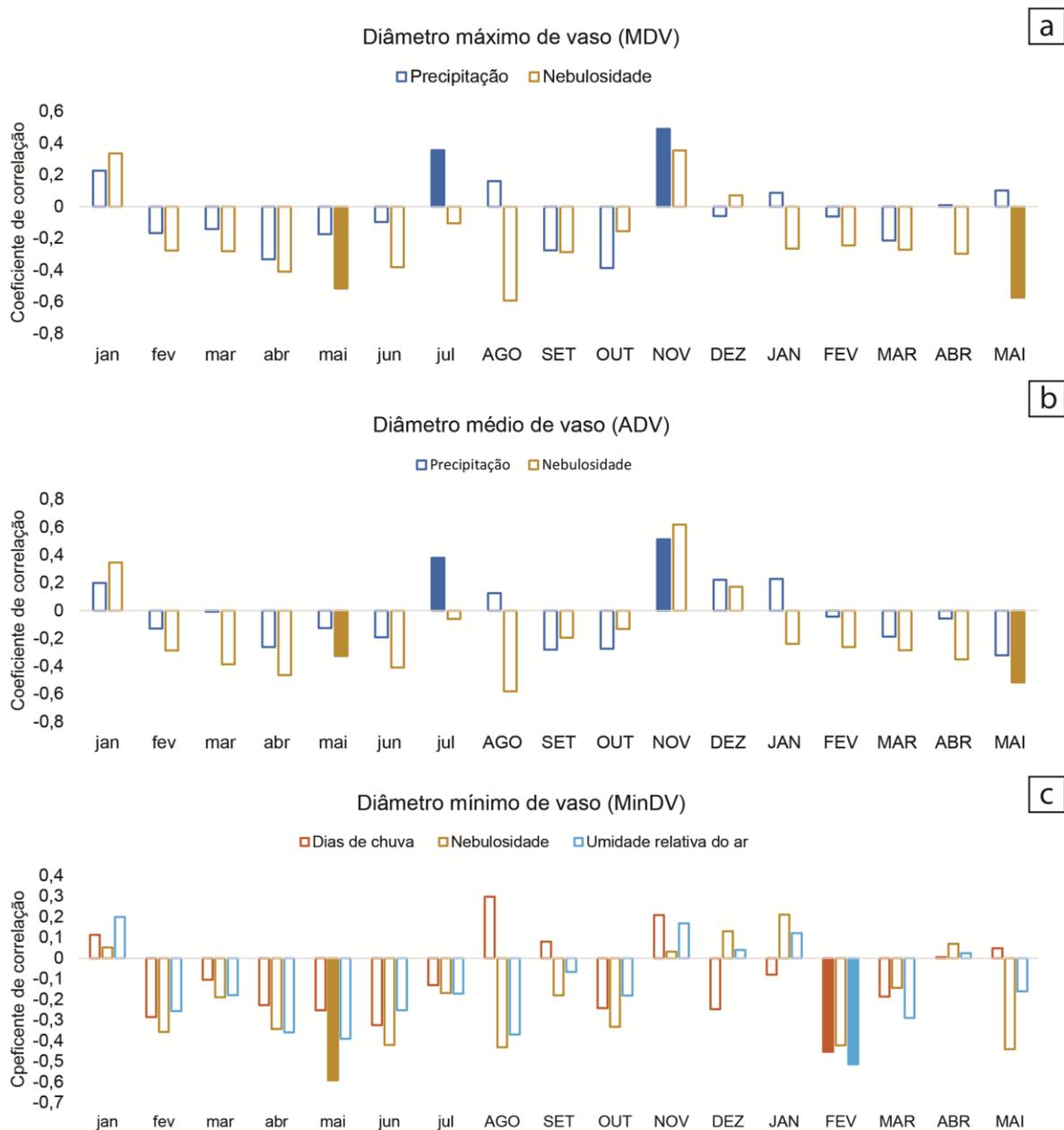


Figura 23 Correlação mensal da cronologia residual do diâmetro de vaso de *S. parahyba* com os parâmetros ambientais: a) Diâmetro máximo de vaso com Precipitação e Nebulosidade; b) Diâmetro médio de vaso com Precipitação e Nebulosidade; c) Diâmetro mínimo de vaso com Dias de chuva, Nebulosidade e Umidade relativa do ar. Barras preenchidas são referentes a correlações significativas com intervalo de confiança de 0,01. Meses com letra maiúscula referentes à estação de crescimento conforme Marcati *et al.*, (2008).

4.3.2 Correlação temporal da influência climática nas características do lenho relacionadas a alometria de *Schizolobium parahyba*

A correlação temporal apresentou influência forte e constante da precipitação na largura dos anéis de crescimento ao longo da vida dos indivíduos de *S. parahyba*, com algumas alterações negativas nos últimos anos. A precipitação influenciou a largura dos anéis de crescimento de forma positiva significativa nos meses de maio do ano anterior e outubro do ano corrente (Fig. 24a).

A pressão atmosférica atuou sobre a largura dos anéis de crescimento de *S. parahyba* de forma mais branda se comparada à precipitação. Entretanto, houve influência negativa significativa durante os últimos anos, principalmente nos meses de março, novembro e dezembro (Fig. 24b).

O DPV influenciou negativamente a largura dos anéis de crescimento durante o ano corrente após a escala temporal 1995-2004 (Fig. 24c). Ocorreu intensificação da influência negativa do DPV na largura do anel de crescimento de *S. parahyba* com valores significativos a partir do ano 2000.

A nebulosidade correlacionou-se negativamente com a largura dos anéis de crescimento durante o mês de maio do ano anterior de crescimento após a escala temporal 2001- 2010 (Fig. 24d).

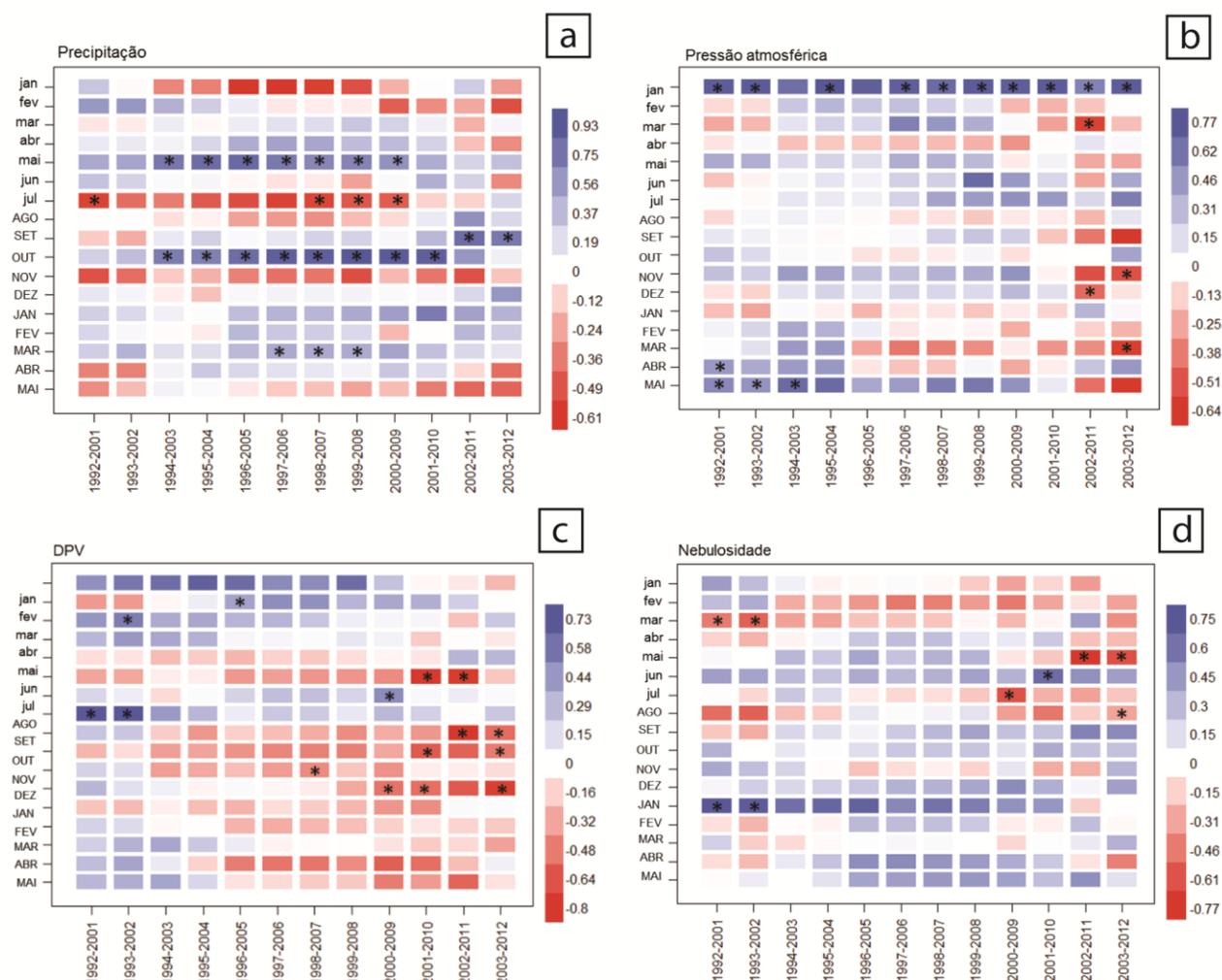


Figura 24: Correlação temporal da cronologia residual da largura de anel de crescimento (RW) de *S. parahyba* com os parâmetros ambientais: a) Precipitação; b) Pressão atmosférica; c) déficit de pressão de vapor (DPV); d) Nebulosidade. Retângulos com asteriscos significam correlações significativas com intervalo de confiança de 0,05. Barras na lateral representam os valores de R².

A velocidade do vento influenciou a densidade média de *S. parahyba* de forma negativa após a escala temporal 1997-2006 (Fig. 25a). O DPV também influenciou negativamente a densidade média durante o ano anterior de crescimento, após a escala temporal 1997-2006 (Fig. 25b), entretanto durante o ano corrente este padrão não foi encontrado.

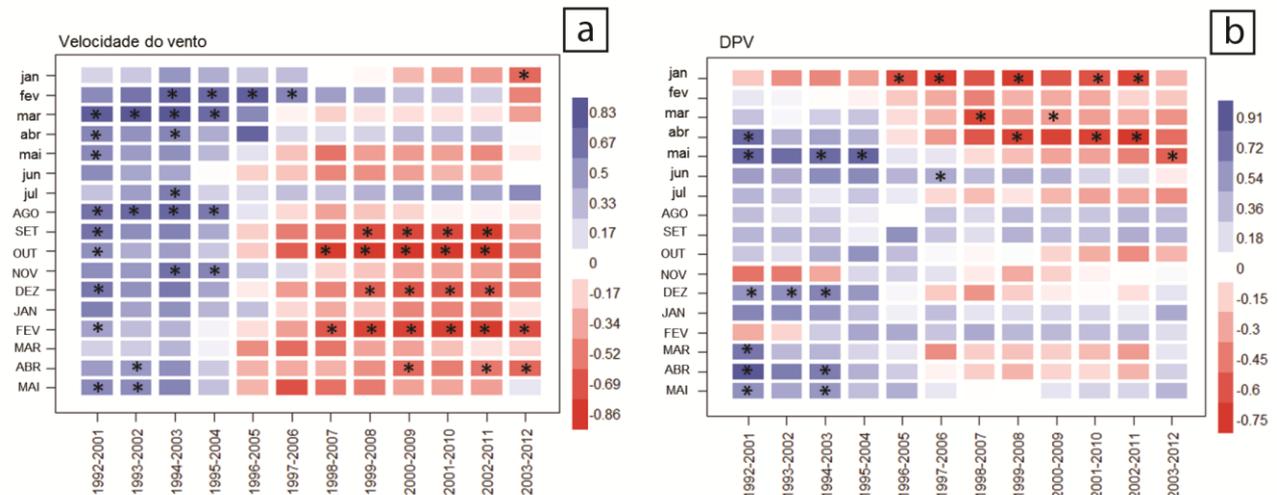


Figura 25: Correlação temporal da cronologia residual da densidade média (AWD) de *S. parahyba* com os parâmetros ambientais: a) Velocidade do vento; b) déficit de pressão de vapor (DPV). Retângulos com asteriscos significam correlações significativas com intervalo de confiança de 0,05.

4.4 Sequência de eventos observados em campo relacionados à morte da população de *Schizolobium parahyba*

Conforme observação em campo, as folhas dos indivíduos de *Schizolobium parahyba* apresentaram início de clorose seguida de queda abrupta (Fig. 26b). Após este ocorrido, surgiram rebrotas na região da base dos ramos e ao longo do tronco chegando em alguns casos na altura do DAP (Fig. 26a e b), sendo as folhas de rebrota de tamanho reduzido em comparação com as iniciais (dados não mostrados). Após cerca de dois meses ocorreu a queda das folhas de rebrota seguida da morte das árvores. Na população, os indivíduos que sobreviveram encontravam-se abaixo do dossel ou apresentavam variações na conformação da copa. Estes, por sua vez ao final das observações realizadas em abril de 2013 ainda se encontravam vivos, porém com vigor aparentemente reduzido.

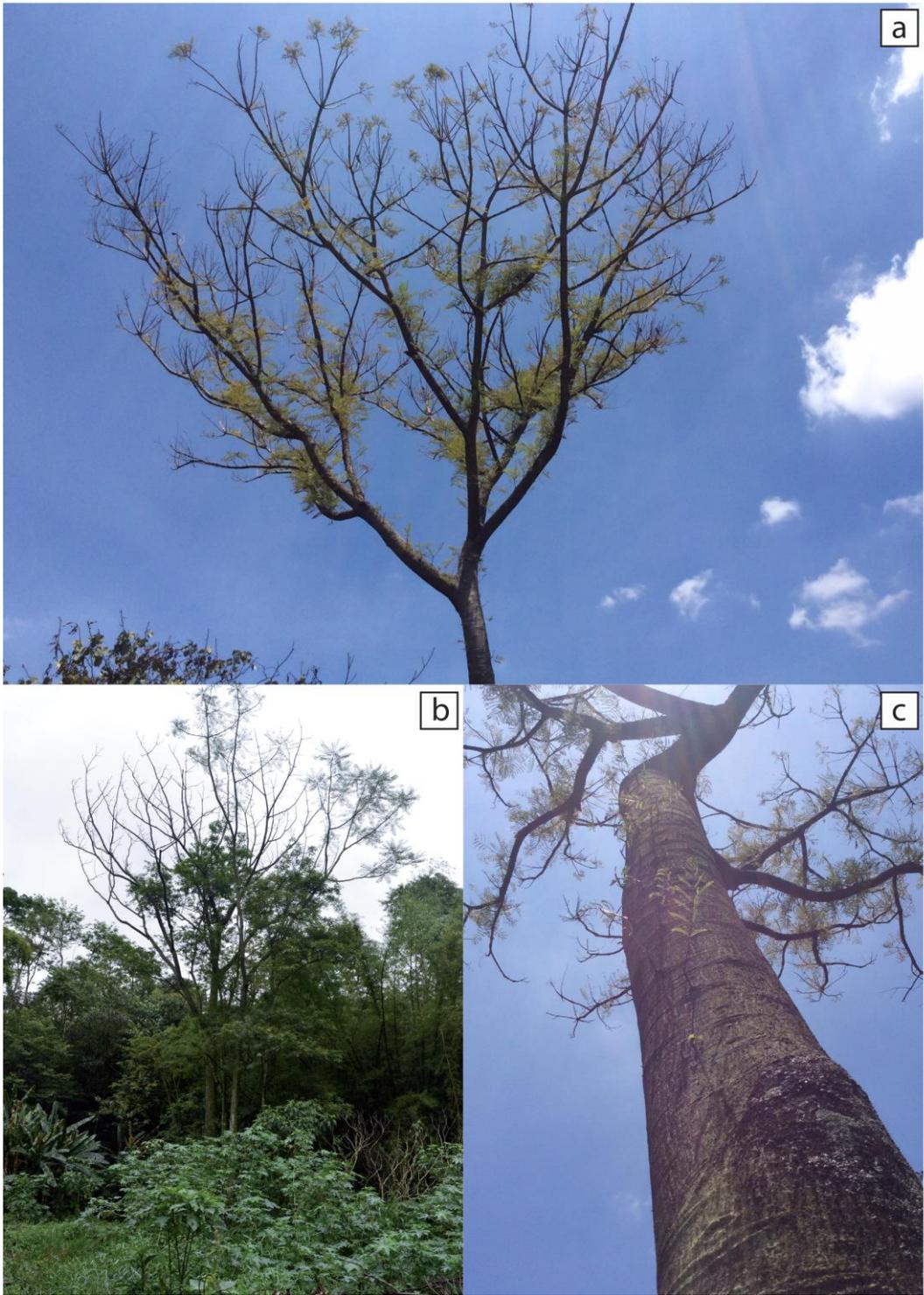


Figura 26: Indivíduos de *S. parahyba* em fase de senescência, a). Rebrotas nos ramos após queda de folhas; b) Indivíduo senescente; c) Rebrotas no tronco após queda das folhas.

4.5 Influência do balanço hídrico da região de estudo na morte da população de *S. parahyba*

Em virtude da influência da disponibilidade hídrica no padrão de crescimento de *S. parahyba*, os dados de balanço hídrico do Parque Estadual Alberto Lofgrën foram analisados. Sucessivos períodos climáticos atípicos foram observados durante o quadriênio 2009-2012, tais alterações no padrão climático da região possivelmente influenciaram de forma negativa a sobrevivência dos indivíduos, sendo eles: a ausência de déficit hídrico em 2009, o elevado excedente hídrico nos meses de março e abril nos anos de 2010, 2011 e 2012 e a ausência de chuvas durante o início da estação de crescimento nos anos de 2010 e 2012 (Fig. 27).

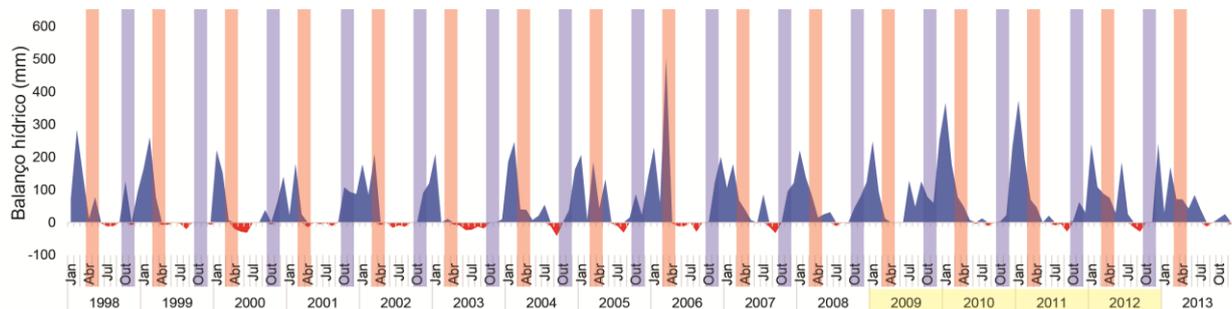


Figura 27: Balanço hídrico do local de estudo (Parque Estadual Alberto Löfgren, São Paulo-SP) de 1998 a 2013. Barras laranja indicam o início do período de redução da disponibilidade hídrica (março-abril). Barras roxas indicam o início do período de chuvas (outubro-novembro). Barra amarela referente ao período que influenciou a morte da população.

5 DISCUSSÃO

Durante o período de formação de lenho juvenil, *S. parahyba* apresentou taxa de crescimento exponencial e densidade reduzida. Espécies dependentes de grande quantidade de luz, no início do desenvolvimento, apresentam padrão de crescimento rápido, o que favorece o estabelecimento dos indivíduos jovens na comunidade (ZHANG *et al.*, 2009). Mesmo durante anos de seca, *S. parahyba* apresentou alta taxa de crescimento até alcançar o dossel; embasamos esse resultado quando comparamos a largura do anel de crescimento formado durante o ano de 1999, que foi maior em relação aos outros anos, com o balanço hídrico histórico referente a este período mostrado na figura 26.

Espécies pioneiras apresentam padrões de alocação de carbono que favorecem a sobrevivência de indivíduos jovens investindo em rápido crescimento, entretanto essa estratégia compromete indivíduos mais velhos (ZHANG *et al.*, 2009), devido a existência de restrições genéticas, que definem a plasticidade do lenho, frente aos aspectos relacionados à segurança na condutividade (URLI *et al.*, 2013).

Após o ano de 1999, o crescimento de *S. parahyba* deixou de ser exponencial e passou a ser linear, o que caracteriza a transição da fase de crescimento juvenil para a fase madura (KRAMER & KOZLOWSKI, 1979), a curva de incremento radial dos indivíduos não apresentou fase de senescência o que indica que a mortalidade das árvores não foi um processo natural. Durante a fase de transição, houve redução da taxa de crescimento, com posterior estabilização associada ao aumento da densidade, com o passar dos anos.

Apesar de ser uma espécie de baixa densidade (LORENZI, 1992), *S. parahyba* apresentou aumento constante da densidade com a idade. Maior densidade aumenta a resistência mecânica do lenho, além de aumentar a resistência a patógenos e a cavitação (PRESTON *et al.*, 2006, HACKE *et al.*, 2001). Contudo, maiores valores de densidade também podem ser uma resposta ao estresse ocasionado pela redução do potencial hídrico influenciado pelo aumento em altura dos indivíduos (ZHANG *et al.*, 2009).

Árvores altas aumentam a densidade concomitantemente com o crescimento, devido à sua menor capacidade de reduzir os efeitos do estresse hídrico e do aumento da pressão interna gerada pela altura. Assim, os efeitos do déficit hídrico são mais severos e prolongados nesses indivíduos e podem resultar na redução do crescimento, perda de ramos por embolismo dos vasos e morte (ZHANG *et al.*, 2009).

O aumento da densidade fornece maior resistência ao embolismo dos vasos, porém às custas da redução da eficiência da condutividade hidráulica (HOFFMANN *et al.*, 2011; BUCCI *et al.*, 2004), uma vez que maior densidade implica em vasos de menor

diâmetro (MARTINEZ-CABRERA *et al.*, 2009). No entanto, este padrão não foi encontrado em *S. parahyba*, que associou o aumento da densidade com o aumento do potencial de condutividade hidráulica.

Nas plantas vasculares, o transporte de água é determinado pela arquitetura hidráulica (MARCISZEWSKA & TULIK, 2013). Segundo Olson *et al.* (2014), o diâmetro médio dos vasos varia de acordo com o clima e a altura do indivíduo, sendo vasos mais largos geralmente característicos de indivíduos mais altos, que necessitam manter a condutividade hidráulica no decorrer do crescimento.

Árvores de dossel necessitam de um alto potencial de condutividade hidráulica para suprir a alta demanda de transpiração (POORTER *et al.*, 2006). Em *S. parahyba*, o potencial de condutividade hidráulica aumentou ao longo dos anos. De acordo com Bruggess *et al.* (2006), o aumento da eficiência na condutividade hidráulica, necessário para manutenção do crescimento, relaciona-se negativamente à segurança do transporte, pois aumenta a vulnerabilidade a cavitação devido ao aumento do diâmetro dos vasos.

A redução gradual do diâmetro dos elementos condutores no sentido axial base-topo (“Conduit-tapering”) aumenta a segurança na condutividade hidráulica, uma vez que, de acordo com as leis da física, a resistência ao transporte de água, dentro dos vasos do xilema aumenta proporcionalmente com a altura da árvore (SORCE *et al.*, 2013).

Em *S. parahyba*, o “Conduit-tapering” foi influenciado, principalmente, pela taxa de precipitação no mês de novembro. Mencuccini *et al.* (2007) relacionam tal característica com as condições ambientais: quando o clima está favorável para a planta, as células produzidas pelo câmbio permanecem vivas por mais tempo e a distribuição de auxina pelo tronco é adequada, o que auxilia no correto desenvolvimento do “tapering”.

Condições ambientais desfavoráveis invertem o “tapering” (< 1 , quando a situação ideal é “tapering” > 1), uma vez que ocorre falha na redução gradual dos elementos condutores no sentido axial base-topo, o que implica no aumento da resistência da condutividade hidráulica e da susceptibilidade à cavitação dos vasos (MENCUCCINI *et al.*, 2007).

Segundo Larjavaara & Muller-Landau (2010), espécies arbóreas podem produzir dois padrões diferentes de lenho, um caracterizado pelo baixo custo estrutural e alta taxa de incremento radial, enquanto o outro caracterizado pelo alto custo estrutural e baixa taxa de incremento radial. Esses padrões foram observados no lenho maduro de *S. parahyba*: o primeiro, mais largo com menor deposição de lignina na parede dos vasos e menor densidade e o segundo, mais estreito com maior deposição de lignina na parede dos vasos e maior

densidade, ambos influenciados, principalmente, pelas condições climáticas durante o início da estação de crescimento anual.

A redução da disponibilidade hídrica no início da estação de crescimento anual da espécie reduz o vigor da copa, pois influencia negativamente a expansão das folhas jovens, cujo início de formação ocorre no mês de outubro segundo Marcati *et al.* (2008). O desenvolvimento foliar é um processo que envolve interações complexas, e fatores ambientais podem afetar significativamente a expansão das folhas (KALVE *et al* 2014) promovendo a formação de ramos deficientes com menor massa foliar.

Tais ramos possuem taxas de transpiração e fotossíntese reduzidas se comparados a ramos normais (CLOETE *et al.*, 2008), o que reduz a produção de fotoassimilados pela planta (FRITTS, 1976). Além disso, a redução da disponibilidade hídrica reduz a pressão de turgor fundamental para a expansão das células de xilema em formação (ORTEGA, 2010).

Assim, em períodos secos, durante o início da estação de crescimento de *S. parahyba*, o anel produzido apresentou células de baixo custo estrutural, com paredes mais delgadas e menor deposição de lignina, em virtude da redução da disponibilidade de carbono, redução do diâmetro e aumento da frequência dos vasos, em consequência da redução da disponibilidade hídrica. Quando o balanço hídrico foi positivo, durante o início da estação de crescimento, o anel produzido apresentou menor incremento radial, maior densidade, maior potencial de condutividade hidráulica e maior espessura da parede dupla dos vasos. Tal padrão proporciona maior eficiência na condutividade hidráulica e maior resistência mecânica, devido ao aumento da densidade.

Em *S. parahyba*, durante a formação de anéis de crescimento de alto custo estrutural, a reserva acumulada na estação de crescimento anterior possivelmente foi utilizada para auxiliar a construção da parede celular em formação, uma vez que a produção de fotoassimilados no início da estação de crescimento não foi afetada, em razão da ausência do estresse hídrico. Sendo assim, o aumento da disponibilidade de carbono para a formação dos anéis de crescimento aumentou a resistência da parede celular.

A atividade cambial é controlada principalmente por fatores ambientais (KUDO *et al.*, 2014). Marcati *et al.* (2008) encontraram ativação do câmbio em *S. parahyba*, tanto antes quanto após o início do período de chuvas. No presente estudo, a correlação positiva encontrada entre a cronologia residual de largura do anel de crescimento e a temperatura no mês de agosto, indica que o aumento da temperatura é importante para o início da atividade cambial da espécie.

O aumento da temperatura influencia positivamente o crescimento de angiospermas lenhosas, uma vez que a atividade cambial é sensível a tal alteração (CARNICER *et al.*, 2013). Begun *et al.*, (2007) afirmam que, com o aumento da temperatura, ocorrem alterações no metabolismo que acarretam na conversão do amido estocado no parênquima em sacarose e tal transformação ativa a divisão das células cambiais. Oliveira *et al.* (2009) indicam que a temperatura é um dos fatores ambientais responsáveis pela indução da atividade cambial em *Araucaria angustifolia* em floresta pluvial subtropical.

O balanço hídrico é um parâmetro de grande importância no crescimento de *S. parahyba*. Constatamos essa influência com base na relação encontrada entre a disponibilidade hídrica e o diâmetro dos vasos, uma vez que, períodos de maior precipitação propiciaram a formação de vasos de maior diâmetro, levando em conta a relação positiva entre os valores máximos de diâmetro de vaso e a taxa de precipitação do mês de novembro e, também, a relação negativa entre os valores mínimos de diâmetro de vaso com dias de chuva e umidade relativa no mês de fevereiro.

A relação entre o diâmetro de vasos e a disponibilidade hídrica em espécies tropicais é bem estabelecida (GLEASON *et al.*, 2012), já que a expansão dos elementos de vaso é conduzida pela pressão de turgor da célula em diferenciação e possui grande sensibilidade ao balanço hídrico nos períodos de grande atividade cambial (HACKE, 2015).

A redução da nebulosidade no mês de maio, apresentou relação negativa com densidade média e mínima e com os valores máximos e médios de diâmetro de vaso, indicando, possivelmente, o início de formação do lenho tardio. A elevação da radiação solar pode ocasionar o aumento do DPV e da temperatura (ZHANG *et al.*, 2011a), o que intensifica a transpiração foliar e aumenta o estresse hídrico no interior da planta, levando a redução da divisão e expansão celular (FRITTS, 1976).

De acordo com Marcati *et al.* (2008), a redução da atividade cambial em *S. parahyba* ocorre no mês de maio, com o início da estação de seca. A redução do diâmetro dos vasos durante esse período propicia aumento na segurança da condutividade hidráulica, uma vez que vasos de menor diâmetro fornecem maior segurança na condutividade, reduzindo os riscos de cavitação (SPERRY, 2003). A variação do diâmetro dos vasos, ao longo do anel de crescimento, determina a eficiência da condutividade hidráulica durante períodos de maior disponibilidade hídrica e segurança durante períodos de seca (MICCO & ARONNE, 2012).

Em períodos com boa disponibilidade hídrica, a planta investe em crescimento e reduz a produção de carboidratos não-estruturais (FATICHI *et al.*, 2014), que poderiam ser utilizados para a construção estrutural na estação de crescimento seguinte. Assim, a reserva de

carboidratos não-estruturais, na forma de amido e outros açúcares, em diferentes órgãos da planta, reflete a capacidade da árvore de suprir sua demanda de carbono, e essa reserva apresenta um padrão sazonal, que envolve produção, armazenamento, investimento e perda desses compostos ao longo do ano (WURTH *et al.*, 2005).

Em nosso estudo, observamos relação negativa entre a densidade máxima e a disponibilidade hídrica em fevereiro e relação positiva entre a espessura da parede de fibra com a disponibilidade hídrica em abril. Com base nesses resultados, inferimos que o acúmulo de reserva não ocorreu em fevereiro havendo investimento em crescimento, porém possivelmente o acúmulo ocorreu a partir de abril o que indica a necessidade da redução do balanço hídrico para o estímulo da produção de carboidratos não-estruturais, uma vez que o acúmulo de reserva é priorizado durante condições estressantes (FATICHI *et al.*, 2014; WÜRTH *et al.*, 2005; PALACIO *et al.*, 2014, WILEY & HELLIKER, 2012). O acúmulo de reserva durante condições adversas parece ser um fenômeno generalizado (KÖRNER, 2003), sendo sempre mais alto durante o período de seca se comparado ao período úmido (WURTH *et al.*, 2005).

Espécies decíduas de rápido crescimento, como *S. parahyba*, apresentam maior acúmulo de reserva quando o câmbio entra no período de dormência (WÜRTH *et al.*, 2005) e tais reservas serão utilizadas para o crescimento da planta (WILEY & HELLIKER, 2012) e para a produção de folhas novas no início da estação de crescimento (DIETZE *et al.*, 2014; BRÉDA *et al.*, 2006).

S. parahyba é uma espécie muito sensível as variações atmosféricas. Por ser emergente, quando ultrapassa o dossel, pode ocorrer a inversão da influência de fatores ambientais que antes atuavam positivamente como verificamos na análise temporal da densidade média com DPV e velocidade do vento como mostra a figura 24. Zhang *et al.* (2011a) afirmam que, a relação do crescimento das árvores com as variáveis climáticas se altera ao longo do tempo. Por este motivo, alterações relacionadas à altura da árvore podem induzir o aumento da sensibilidade ao clima (MERIAN & LEBOURGEOIS, 2011).

O ano de 2009 em São Paulo foi caracterizado como o mais chuvoso e com maior ocorrência de garoas em relação à média climatológica de 1933 a 2008 (IAG-USP, 2009). A circulação atmosférica do estado de São Paulo é influenciada por fenômenos como por exemplo o El Niño, que causa anomalias no regime de chuvas e acarreta aumento da taxa de precipitação, com influência significativa na distribuição espacial das chuvas (SOLER *et al.*, 2009). Vasconcellos *et al.* (2010) também relacionam alterações no regime de chuvas do sudeste do Brasil com variações que ocorrem na pressão atmosférica do Hemisfério Sul.

Em *S. parahyba*, o lenho produzido durante o primeiro semestre de 2009 não apresentou marcação bem definida, indicando que nessa época a planta priorizou o crescimento em detrimento da produção e acúmulo de reserva, possivelmente devido à ausência de uma estação seca definida no período. A redução da disponibilidade hídrica durante o ano é importante para que haja acúmulo de reserva a ser utilizada na próxima estação de crescimento (GEBAUER *et al.*, 2008).

Na espécie estudada, o acúmulo de carboidratos não-estruturais (reserva) tem grande importância, uma vez que é uma espécie decídua e estas requerem alta quantidade de reserva no início da fase de crescimento, durante a primavera (POORTER & KITAJIMA, 2007; FAJARDO *et al.*, 2013). As reservas são especialmente importantes quando a árvore enfrenta situações de estresse, uma vez que a sobrevivência dos indivíduos depende mais da disponibilidade de carbono para manutenção do metabolismo do que do crescimento (PALACIO *et al.*, 2014). Assim, a redução na produção de reservas pode levar ao declínio do vigor do indivíduo na estação de crescimento seguinte, reduzindo ainda mais a captação e armazenamento de carbono, o que pode causar sua morte (WILEY & HELLIKER, 2012).

A estação de crescimento referente à formação do anel de 2009 apresentou alto índice pluviométrico, o que resultou no aumento do diâmetro dos vasos ao longo de todo anel, aumentando a eficiência da condutividade hidráulica e reduzindo a segurança da mesma, já que a maior disponibilidade hídrica propicia a formação de vasos de maior diâmetro (GLEASON *et al.*, 2012).

Em espécies com porosidade difusa, os vasos formados em anos anteriores de crescimento continuam funcionais (PRATT *et al.*, 2008) e a manutenção da funcionalidade de vasos de menor calibre, produzidos em estações de crescimento anteriores, pode auxiliar na recuperação da condutividade afetada pelo embolismo (GEBAUER *et al.*, 2008).

Sendo assim, em *S. parahyba*, os anéis formados entre 2006 e 2008 permaneceram funcionais influenciando na condutividade hidráulica da árvore, porém a ausência de lenho com características relacionadas à segurança possivelmente aumentou a susceptibilidade a falha hidráulica nos anos seguintes.

Árvores sujeitas a boa disponibilidade hídrica ao longo de todo o ano, estão sob condições ótimas de crescimento. Assim, episódios de seca subsequentes a longos períodos de grande disponibilidade hídrica podem ser extremamente prejudiciais a indivíduos antes beneficiados por condições favoráveis (FRITTS, 1976), uma vez que a produção de reserva e a segurança da condutividade hidráulica são afetadas. Davison (2014) mencionam diversos

episódios de morte “dieback” da espécie *Eucalyptus marginata* após períodos excepcionais de chuva na Austrália.

No ano de 2010, o início da estação de crescimento de *S. parahyba* foi marcado pela redução na disponibilidade hídrica, principalmente durante o mês de outubro, fase de expansão de folhas jovens (MARCATI *et al.* 2008). A influência negativa do clima na expansão das folhas jovens em *S. parahyba*, possivelmente, reduziu o vigor da copa, comprometendo a produção de fotoassimilados, que seriam disponibilizados para a construção estrutural do anel em formação e para o armazenamento de carboidratos não-estruturais que poderiam ser utilizados no crescimento do ano seguinte. Em 2010, houve redução do “Conduit-tapering” e tal redução evidencia o menor vigor da planta (MENCUCCINI *et al.* 2007).

O balanço hídrico referente a estação de crescimento do ano de 2011 foi positivo de setembro a junho de 2012, o que resultou na formação de lenho com vasos de maior diâmetro, aumentando a eficiência na condutividade hidráulica, porém reduzindo a segurança, assim como ocorreu em 2009. A ausência do período seco durante o primeiro semestre de 2012 também influenciou negativamente a produção de carboidratos não-estruturais, reduzindo a disponibilidade de reserva para a estação de crescimento seguinte.

Durante a primavera de 2012, início da estação de crescimento da espécie, ocorreu um período de seca atípico, que perdurou de outubro a dezembro. A seca, associada à redução da disponibilidade de reserva para o crescimento e ao aumento da susceptibilidade a falha hidráulica em *S. parahyba* resultaram na redução do incremento radial, redução do diâmetro e frequência dos vasos e, conseqüentemente, redução do potencial de condutividade hidráulica no anel de crescimento formado em 2012. Nesse mesmo período, os indivíduos estudados também apresentaram um evidente aumento da lignificação da parede dos vasos.

Durante períodos com estresse hídrico, a lignificação da parede celular pode ocorrer de forma prematura, já que o aumento na atividade da enzima peroxidase, envolvida na biossíntese de lignina (LEE *et al.*, 2007), foi associado à redução da expansão celular durante períodos de menor disponibilidade hídrica (GALL *et al.*, 2015), o que também pode ter auxiliado na redução do diâmetro dos vasos em *S. parahyba*.

A redução na taxa de crescimento relaciona-se ao menor vigor da copa (PALACIO *et al.*, 2014; VOELKER *et al.*, 2008), a morte de ramos devido embolismo dos vasos do xilema e alterações no padrão de alocação de carbono (ZANG *et al.*, 2011). A produção de elementos condutores envolve aumento no custo da construção do xilema (PRATT *et al.*, 2008).

A falta de reserva, associada a redução do vigor da árvore, tem influência direta na redução de produção de fotoassimilados e na redução da condutividade hidráulica, que por sua vez, afeta a divisão e expansão celular (LEBOURGEOIS *et al.*, 2013; FATICHI *et al.*, 2014) acarretando na diferenciação de vasos de menor calibre. Tulik *et al.* (2010) encontraram redução no diâmetro de vasos em indivíduos de *Fraxinus excelsior* antes de um episódio de morte da população (“dieback”), os autores concluíram que tal mudança pode ser responsável pela morte de muitas espécies.

Em 2012, os indivíduos de *S. parahyba* apresentaram “tapering” invertido, ou seja, menor que 1. Tal condição agravou-se ainda mais devido à altura das árvores. Indivíduos altos possuem vantagem na competição por luz, entretanto períodos de seca são mais estressantes para essas árvores, nas quais o efeito do déficit hídrico é mais severo e prolongado em comparação aos efeitos enfrentados por indivíduos mais baixos (ZHANG *et al.*, 2009; KONCHOH *et al.*, 2006).

Além disso, espécies com copa umbeliforme, como *S. parahyba*, possuem a maioria das folhas distribuídas na porção mais alta da copa. Esse padrão de conformação reduz a resistência da planta à seca, uma vez que as folhas ficam mais expostas ao calor (NINEMETS *et al.*, 2010; CRAWLEY, 1997) e a valores mais baixos de potencial hídrico. Isso aumenta as chances de cavitação nos vasos do xilema dos ramos superiores, que estão mais sujeitos ao estresse hídrico, se comparados com ramos de outras regiões da árvore. (FRITTS, 1976).

O aumento da ocorrência de cavitação reduz a condutividade hidráulica e afeta a taxa de transpiração, reduzindo a taxa fotossintética (MCDOWELL *et al.*, 2011a). Para a manutenção da respiração, a planta exige maior disponibilidade de carboidratos não-estruturais (LEVITT, 1980) e estes, por sua vez, tornam-se indisponíveis devido ao mal funcionamento do transporte no floema (WILEY & HELLIKER, 2012) levando a planta a inanição (“starving”).

Essa condição acarreta mudanças drásticas ao nível metabólico e celular, como redução do citoplasma, degradação de parede e organelas, alteração da expressão gênica, estresse oxidativo, autofagia e redução da respiração pela falta de substrato, o que pode levar à degradação mitocondrial (MORKUNAS *et al.*, 2012), sendo uma das principais causas de morte durante a seca (WILEY & HELLIKER, 2012). Em condições de inanição, as plantas ficam mais sensíveis aos estresses abiótico e biótico, já que a energia necessária para ativação de respostas de defesa está limitada (MORKUNAS *et al.*, 2012).

A ocorrência de clorose, seguida da grande perda foliar observada nos indivíduos de *S. parahyba*, possivelmente representa uma resposta ao estresse hídrico. Uma das estratégias de prevenção de falha hidráulica, em espécies que priorizam a eficiência na condutividade, está relacionada à queda foliar precoce durante períodos de seca (SAVAGE *et al.*, 2011).

Davis *et al.* (2002) afirmam que muitas espécies derrubam suas folhas para reduzir a transpiração, conservar maior quantidade de água e reduzir o risco de morte do indivíduo. Um exemplo disso é a redução da área foliar, devido ao aumento do déficit de pressão de vapor, em espécies de *Pinus* (DELUCIA *et al.*, 2000). Entretanto, essa estratégia pode agravar ainda mais a situação, dificultando a recuperação da planta, pelo comprometimento da assimilação de carbono, que persistirá até o surgimento de novas folhas, acarretando considerável custo metabólico para planta (HOFFMANN *et al.*, 2011; MCDOWELL *et al.*, 2011a).

Observações em campo no local de estudo mostraram que, após a queda de cerca da 70 % das folhas, os indivíduos de *S. parahyba* apresentaram rebrota, que resultou em folhas pouco expandidas, principalmente na base das bifurcações dos ramos. A disponibilidade de água e carbono são os principais fatores limitantes ao crescimento foliar (PANTIN *et al.*, 2012). Assim, a taxa relativa de crescimento da folha é reduzida em resposta à seca (ZHANG *et al.* 2011b, ZHANG *et al.*, 2009; GALL *et al.* 2015). Tal redução afeta a capacidade fotossintética e respiratória da folha (FRITTS, 1976) influenciadas pela redução do espaço intercelular (LEVITT, 1980).

Devido à combinação de respostas fisiológicas ao ambiente, o metabolismo dos indivíduos de *S. parahyba* possivelmente entrou em colapso. O processo de morte das árvores é resultado de múltiplas e acumulativas causas, que englobam a redução da condutividade devido a cavitação dos vasos (TULIK 2010), a indisponibilidade de carboidratos não estruturais para o metabolismo (MCDOWELL *et al.*, 2011a, FATICHI *et al.*, 2014), alterações nas taxas fotossintética e respiratória e a redução dos mecanismos de defesa da planta.

Esses processos são fortemente interligados e possuem potenciais pontos de falha (MCDOWELL *et al.*, 2011b), pois envolvem a habilidade da planta de responder de uma forma coordenada aos estresses (ANDEREGG *et al.*, 2014). Tais condições aumentam a predisposição da árvore a ataques bióticos (SALA *et al.*, 2010) entretanto, esses são considerados fatores de contribuição (ALLEN *et al.*, 2010) que intensificam os efeitos negativos do estresse hídrico (GALIANO *et al.*, 2011).

De acordo com relatos veiculados em meios de comunicação (<http://veja.abril.com.br/noticia/ciencia/morte-de-arvores-e-investigada-no-litoral-norte-de-sp>; <http://noticias.r7.com/sao-paulo/morte-de-arvores-e-investigada-no-litoral-norte>, <http://www1.folhas.uol.com.br/colunas/leaoserva/2014/05/1456458praga-mata-arvores-na-serra-do-mar.shtml>), eventos de “dieback” envolvendo *S. parahyba* estenderam-se a várias populações situadas na Grande São Paulo e em toda extensão do litoral norte do Estado até o ano de 2014, considerado o mais seco e quente dos últimos anos (IAG-USP, 2014).

5 CONCLUSÃO

1) Os principais fatores abióticos que influenciaram as características anatômicas e a densidade dos anéis de crescimento de *S. parahyba* foram: umidade relativa do ar, déficit de pressão de vapor, dias de chuva, precipitação, balanço hídrico e nebulosidade.

2) Ao longo de seu crescimento, a espécie conciliou o aumento do potencial de condutividade hidráulica com o aumento da densidade beneficiando a eficiência na condutividade e a resistência mecânica necessárias para a manutenção da sobrevivência das árvores, à medida que os indivíduos cresceram em altura. Além disso, em função de variações relacionadas à disponibilidade hídrica no início da estação de crescimento, a espécie produziu dois padrões de anel de crescimento distintos: um com alto e outro com baixo custo estrutural, sendo a reserva de carbono acumulada durante a estação de crescimento importante nessa produção.

3) Foi possível verificar alterações na arquitetura hidráulica que acarretaram na redução da segurança da condutividade nos últimos anéis de crescimento e, também, redução da eficiência da condutividade no anel formado durante o último ano de vida dos indivíduos (2012), influenciando negativamente sua sobrevivência. O excedente hídrico durante os meses de abril a junho e a redução da disponibilidade hídrica no início da estação de crescimento influenciaram tais alterações anatômicas.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aleen, C.D.; Macalady, A.K.; Chenchouni, H.; Bachelet, D.; Mcdowell, N.; Vennetier, M.; Kitzberger, T.; Rigling, A.; Breshears, D.D.; Hogg, E.H.; Gonzalez, P.; Fensham, R.; Zhang, Z.; Castro, J.; Deminova, N.; Lim, J.; Allard, G.; Running, S.W.; Semerci, A.; Cobb, N.** 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660-684.
- Alvarenga, C.B.; Teixeira, M.M.; Zolnier, S.; Cecon, P.R.; Siqueira, D.L.; Rodrigues, D.E.; Sasaki, R.S.; Rinaldi, P.C.N.** 2014. Efeito do déficit de pressão de vapor de água no ar na pulverização hidropneumática em alvos artificiais *Bioscience. Journal* 30 (1): 182-193.
- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Gonçalves, J.L.M.; Sparovek, G.** 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22(6): 711-728.
- Alves, E.S. & Alfonso, V.A.** 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal*. 21 (1): 3-30.
- Amaral, A.C.B. & Tomazello Filho, M.** 1998. Avaliação das características dos anéis de crescimento de *Pinus taeda* pela microdensitometria de raios X. *Revista Ciência e Tecnologia* 6(11):17-23.
- Anderegg, W. R. L.; Kane, J. M.; Anderegg, L. D. L.** 2012 Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate change*, doi: 10.1038/nclimate1635.
- Anderegg, W.R.L.; Anderegg, L.D.L.; Berry, J.A.; Field, C.B.** 2014. Loss of whole-tree hydraulic conductance during severe drought and multi-year forest die-off. *Oecologia* doi: 10.1007/s00442-013-2875-5.
- Anfodillo, T.; Carraro, V.; Carrer, M.; Fior, C.; Rossi, S.** 2005. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytologist* 169(2):279-90.
- Au, R.; Tardif, J.C.** 2007. Allometric relationships and dendroecology of the dwarf shrub *Dryas integrifolia* near Churchill subarctic Manitoba. *Canadian Journal Botany* 85:585-597.
- Baas, P.; Ewers, F.W.; Davis, S.D., Wheeler, E.A.** 2004. Evolution of xylem physiology. In: Hewsley, A.R. & Poole, I. (eds.) *The evolution of plant physiology*. Elsevier, London.
- Begum, S; Nakaba, S.; Bayramzadeh, V. Oribe, Y.; Kubo, T; Funada, R.** 2007. Temperature responses of cambial reactivation and xylem differentiation in hybrid poplar

- (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*) under natural conditions. *Tree Physiology* 28, 1813–1819.
- Bellasio, C.; Fini, A.; Ferrini, F.** 2014. Evaluation of a high throughput starch analysis optimized for wood. *Plosone* 9(2): e86645.
- Berlyn, G.P. & Miksche, J.P.** 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. The Iowa University Press, Iowa.
- Bettinger, P.; Boston, K.; Sirey, J.P.; Grebner, D.** 2008. Forest management and planning. Washington: Academic Press, 360 p.
- Biondi, F. & Waikul, K.** 2004. DENDROCLIM2002: A C ++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences* 30: 303-311.
- Bréda, N.; Huc, R.; Granier, A.; Dreyer, E.** 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63: 625-644.
- Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Scholz, F.G.; Franco, A.C.; Bustamante, M.** 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891-899.
- Burgess, S.S; Pittermann, J.; Dawson, T.E.** 2006. Hydraulic efficiency and safety of branch xylem increases with height in *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns. *Plant Cell Environment* 29(2):229-239.
- Carnicer, J.; Barbeta, A.; Sperlich, D.; Coll, M.; Peñuelas, J.** 2013. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale. *Frontiers in Plant Science* 4:1-19.
- Carvalho, P.E.R.** 1994. Espécies Florestais Brasileiras: Recomendações Silviculturais, Potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA
- Carvalho, P.E.R.** 2003. Espécies arbóreas brasileiras: recomendações silviculturais de espécies florestais. Brasília: EMBRAPA Informação Tecnológica; Colombo: EMBRAA/CNPF, v.1, 1039 p.
- Choat, B.; Jansen, S.; Brodribb, T.J.; Cochard, H.; Delzon, S.; Bhaskar, R.; Bucci, S.J.; Field, T.S; Gleason, S.M.; Hacke, U.G.; Jacobsen, A.L.; Lens, F.; Maherali, H.; Martínez-Vilalta, J.; Mayr, S.; Mencuccini, M.; Mitchell, P.J.; Nardini, A.; Pittermann, J.; Brandon-Pratt, R.; Sperry, J.S.; Westoby, M.; Wright, I.J.; Zanne, A.E.** 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752-755.

- Cloete, H.; Archer, E.; Novello, V.; Hunter, J.J.** 2008. Shoot Heterogeneity Effects on Shiraz/Richter 99 Grapevines. II. Physiological Activity. *South African Journal for Enology and Viticulture*. 29(1): 1-8.
- Cook, E.R. & Kairiukstis, L.A.** 1990. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Springer. ISBN-13: 978-0-7923-0586.
- Cook, E.R. & Peters, K.** 1997. Calculating unbiased tree-ring indices for the study of climatic and environmental change. *The Holocene* 7(3):361-370.
- Crawley, M.** 1997. Life history and environment. In: *Plant Ecology*. 2ed. Blackwell Publishing. Victoria Austrália. 736 p.
- Cury, G. & Tomazello Filho, M.** 2012. Anatomia do lenho de espécies pioneiras do Estado de São Paulo. *Scientia Forestalis* 40(96): 491-498.
- Damuth, J.** 2001. Scaling of growth: Plants and animals are not so different. *PNAS* 98(5):2113-2114.
- Davis, S.D., Sperry, J.S., Hacke, U.G.** 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany* 86(10):1367-1372.
- Davis, S.D.; Ewers, F.W.; Sperry, J.S.; Portwood, K.A.; Crocker, M.C.; Adams, G.C.** 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany* 89(5): 820-828.
- Davison, E.M.** 2014. Resolving confusions about jarrah dieback – don't forget the plants. *Australian Plant Pathology* 43: 691-701.
- Delucia, E.H.; Maherali, H.; Carey, E.V.** 2000. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology* 6: 587-593.
- Dietze, M.C.; Sala, A.; Carbone, M.S.; Czimczik, C.I.; Mantooth, J.A.; Richardson, A.D.; Vargas, R.** 2014. Nonstructural Carbon in Wood Plants. *Annual Review of Plant Biology* 65: 667-687.
- Donaldson, L.** 2013. Softwood and hardwood lignin fluorescence spectra of wood cell walls in different mounting media. *IAWA Journal* 34(1): 3-19.
- Drake, D.C. & Naiman, D.R.J.** 2007. Reconstruction of Pacific salmon abundance from riparian tree-ring growth. *Ecological Applications*, 17: 1523-1542.
- Drew, D.M.; Allen, K.; Downes, G.M.; Evans, R.; Battaglia, M.; Baker, P.** 2012. Wood properties in a long-lived conifer reveal strong climate signals where ring-width series do not. *Tree Physiology* 33:37-47.

- Enquist, B.J.; Brown, J.H.; West, G.B.** 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395:163-165.
- Enquist, B.J.; West, G.B.; Charnov, E.L.; Brown, J.H.** 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 49:907-911.
- Fajardo, A.; Piper, F.I.; Hoch, G.** 2013. Similar variation in carbon storage between deciduous and evergreen treeline species across elevational gradients. *Annals of Botany* doi:10.1093/aob/mct127.
- Faticchi, S.; Leuzinger, S.; Körner, C.** 2014. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist*, 201:1086-1095.
- Fonti, P. & Jansen, S.** 2012. Xylem plasticity in response to climate. *New Phytologist* 195:734-736.
- Fonti, P.; Von Arx, G.; Garcia-Gonzalez, I.; Eilmann, B.; Sass-Klaassen, U.; Gartner, H.; Eckstein, D.** 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185:42-53.
- Fowler, A. & Boswijk, G.** 2003. Chronology stripping as a tool of tree-ring chronologies. *Tree-rings Research*, 59 (2): 53-62.
- Fritts, H.C.** 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press-London. 567p.
- Galiano, L.; Martínez-Vilalta, J.; Lloret, F.** 2011. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist* 190: 750-759.
- Gall, H.L.; Philippe, F.; Domon, J.; Gillet, F.; Pelloux, J.; Rayon, C.** 2015. Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants* 4:112-166.
- Ganey, J. L.; Vojta, S. C.** 2011. Tree mortality in drought stressed mixed conifer and ponderosa pine forests, Arizona, USA. *Forest Ecology and Management*, 261: 162-168.
- Gebauer, T.; Horna, V.; Leuschner, C.** 2008. Variability in radial sap flux density patterns and sapwood area among seven co-occurring temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiology* 28: 1821-1830.
- Gleason, S.M.; Butler, D.W.; Zieminska, K.; Waryszak, P.; Westoby, M.** 2012. Stem xylem conductivity is key to plant water balance across Australian angiosperm species. *Functional Ecology* 26: 343-352.
- Grissino-Mayer, H.D.** 2001. Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research* 57(2):205-221.
- Hacke, U.G.** 2015. *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Springer International Publishing, Switzerland, 281p.

- Hacke, U.G.; Sperry, J.S.; Pockman, W.T.; Davis, S.D.; Mcculloh, K.A.** 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457-461.
- Harley, G.L.; Grissino-Mayer, H.D.; Horn, S.P.** 2011. The dendrochronology of *Pinus elliottii* in the lower florida keys: chronology development and climate response. *Tree ring Research*, 67(1):39-50.
- Hoffer, M. & Tardif, J.C.** 2009. False rings in jack pine and black spruce trees from eastern Manitoba as indicators of dry summers. *Canadian Journal of Forest Research*, 39:1722-1736.
- Hoffmann, W.A.; Marchin, R.M.; Abit, P.; Lau, O.L.** 2011. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology* 17: 2731-2742.
- Holmes, R.L.** 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43:69-78.
- IAG/USP.** 2009 Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG-USP / Seção Técnica de Serviços Meteorológicos – Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas da USP – v 13, 2009 – São Paulo: IAG-USP.
- IAG/USP.** 2014 Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG-USP / Seção Técnica de Serviços Meteorológicos – Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas da USP – v 17, 2014 – São Paulo: IAG-USP.
- Iawa Committee.** 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* 10:219-332.
- Kalve, S.; De Vos, D.; Beemster, G.T.S.** 2014. Leaf development: a cellular perspective. *Frontiers in Plant Science*. doi: 10.3389/fpls.2014.00362.
- Konchoh, S.; Yahata, H.; Nakashizuka, T.; Kondoh, M.** 2006. Interspecific variation in vessel size, growth and drought tolerance of broad-leaved trees in semi-arid regions of Kenya. *Tree Physiology* 26: 899-904.
- Körner, C.** 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 91:4-17.
- Kramer, P. J.; Kozlowski, T. T.** 1979. *Physiology of woody plants*. London: Academic Press Inc, 811 p.
- Kraus, J. E. & Arduin, M.** 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Editora Universidade Rural, 198 p.
- Kudo, K.; Nabeshima, E.; Begum, S.; Yamagishi, Y.; Nakaba, S.; Oribe, Y.; Yasue, K.; Funada, R.** 2014. The Effects of localized heating and disbudding on cambial reactivation

- and formation of earlywood vessels in seedlings of the deciduous ring-porous hardwood, *Quercus serrata*. *Annals of Botany* doi:10.1093/aob/mcu026.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.** 2010. Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology* 24: 701-705.
- Lebourgeois, F.; Gomez, N.; Pinto, P.; Mérian, P.** 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management* 303: 61-71.
- Lee, B.; Kim, K.; Jung, W.; Avice, J.; Ourry, A.; Kim, T.** 2007. Peroxidases and lignification in relation to the intensity of water-deficit stress in whit clover (*Trifolium repens* L.) *Journal of Experimental Botany* 58(6): 1271-1279.
- Levanic, T.; Cater, M.; Mcdowell, N. G.** 2011. Associations between growth, wood anatomy, carbon isotope discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. *Tree Physiology*, 31:298-308.
- Levitt, J.** 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, Radiation, Salt, and Other Stresses. Academic Press-Michigan, 607p.
- Lorenzi, H.**1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum: Nova Odessa, 352p.
- Marcati, C.R.; Milanez, C.R.D.; Machado, S.R.** 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Trees*, 22: 3–12.
- Marciszewska, K & Tulik, M.** 2013. Hydraulic efficiency and safety of xylem sap flow in relation to water stress in woody plants. (<http://dx.doi.org/10.5772/56656>).
- Martinez-Cabrera, H.I.; Jones, C.S.; Espino, S.; Schenk, H.J.** 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany* 96(8): 1388-1398.
- Mcculloh, K.; Sperry, J.S.; Lachenbruch, B.; Meinzer, F.C.; Reich, P.B.; Voelker, S.** 2010. Moving water well:comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *New Phytologist*, 186:439-450.
- Mcculloh, K; Meinzer, F. C.; Sperry, J. S.; Lachenbruch, B.; Voelker, S.; Woodruff, D.R.; Domec, J-C.** 2011. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia* 167:27-37.
- Mcdowell, N. G.** 2011a. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155:1051-1059.

- Mcdowell, N. G.; Beerling, D. J.; Breshears, D. D.; Fisher, R. A.; Raffa, K. F.; Stiff, M.** 2011b. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution*, doi: 10.1016/j.tree.2011.06.003.
- Mencuccini, M.; Hölttä, T.; Petit, G.; Magnani, F.** 2007. Sanio's Laws revisited. Size-dependent changes in the xylem architecture of trees. *Ecology Letters* 10:1084-1093.
- Mérian, P. & Lebourgeois, F.** 2011. Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. *Forest Ecology and Management* 261:1382-1391.
- Micco, V & Aronne, G.** 2012. Morpho-anatomical traits for plant adaption to drought. *In: AROCA, R. Plant responses to drought stress.* Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, 466p.
- Morkunas, I.; Borek, S.; Formela, M.; Ratajczak, L.** 2012. Plant responses to sugar starvation (<http://dx.doi.org/10.5772/51569>).
- Niinemets, Ü.** 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* 25:693-714.
- Niklas, K.J.** 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews* 79: 871-889.
- Niklas, K.J.** 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews* 79:871-889
- Olano, J.M.; Arzac, A.; García-Cervigón, A.I.; Von Arx, G.; Rozas, V.** 2013. New star on the stage: amount of ray parenchyma in tree rings shows a link to climate. *New Phytologist* 198:486-495.
- Oliveira, J.M.; Santarosa, E.; Pilar, V.D.; Roig, F.A.** 2009. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. *Trees* 23: 107-115.
- Olson, M.E.; Anfodillo, T.; Rosell, J.A.; Petit, G.; Crivellaro, A.; Isnard, S.; León-Gómez, C.; Alvarado-Cárdenas, L.O.; Castorena, M.** 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters* 17: 988-997.
- Ortega, J.K.E.** 2010. Plant Cell Growth in Tissue. *Plant Physiology* 154:1244-1253.
- Palacio, S.; Hoch, G.; Sala, A.; Körner, C.; Millard, P.** 2014. Does carbon storage limit tree growth? *New Phytologist* 201: 1096-1100.
- Pantin, F.; Simonneau, T.; Muller, B.** 2012. Coming of leaf age: control of growth by hydraulics and metabolics during leaf ontogeny. *New Phytologist* 196: 349-366.

- Peng, C.; Ma, Z.; Lei, X.; Zhu, Q.; Chen, H.; Wang, W.; Liu, S.; Li, W.; Fang, X.; Zhou, X.** 2011 A drought induced pervasive increase in tree mortality across Canada boreal forests. *Nature Climate Change*, doi: 10.1038/nclimate1293.
- Poorter, L & Kitajima, K.** 2007. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* 88(4):1000-1011.
- Pooter, L.; Bongers, L.; Bongers, F.** 2009. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs and functional groups. *Ecology* 87(5): 1289-1301.
- Pratt, R.B.; Jacobsen, A.L.; North, G.B.; Sack, L.; Schenk, H.J.** 2008. Plant hydraulics: new discoveries in the pipeline. *New Phytologist* 179:590-593.
- Preston, K.A.; Cornwell, W.K.; Denoyer, J.L.** 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170: 807-818.
- QSM – QSM Tree Ring Analyser Model QTRS-01X.** Users Guide. Quintek Measurement Systems, Knoxville, TN.
- R Core Team.** 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Richter, H.G.; Tomaselli, I.; Moreschi, J.C.** 1974. Estudo tecnológico do guapuruvu (*Schizolobium parahybum*). *Revista Floresta* 5:26-30.
- Rossi, M.; Faria, A.J.; Wenzel, R.; Câmara, C.D.; Arcova, F.C.S.; Cicco, V.; Ranzini, M.; Luiz, R.A.F.; Santos, J.B.A.; Souza, L.F.S.; Veneziani, Y.** 2009. Avaliação do meio físico. In: Leonel, C. (coord) Plano de Manejo do Parque Estadual Alberto Löfgren. São Paulo: Instituto Florestal, p. 11-16.
- Sala, A.; Piper, F.; Hoch, G.** 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186: 274-281.
- Savage, J.A. & Cavender-Bares, J.M.** 2011. Contrasting drought survival strategies of sympatric willows (genus: *Salix*): consequences for coexistence and habitat specialization. *Tree Physiology* 31: 604-614.
- Schweingruber, F.H.** 1988. Tree rings: basics and applications of dendrochronology. Kluwer, Dordrecht, 292 p.
- Sevanto, S.; McDowell, N.G.; Dickman, L.T.; Pangle, R.; Pockman, W.T.** 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environment* 37, 153–161.

- Soler, C.M.T.; Sentelhas, P.C.; Hoogenboom, G.** 2009. The impact of El Niño Southern Oscillation phases on off-season maize yield for a subtropical region of Brazil. *International Journal of Climatology* 30: 1056–1066.
- Sorce, C.; Giovannelli, A.; Sebastiani, L.; Anfodillo, T.** 2013. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees. *Plant Cell Reports* 32: 885-898.
- Speer, J.H.** 2010. *Fundamentals of Tree Ring Research*. Tucson: University of Arizona Press, 333 p.
- Sperry, J.S.** 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Science* 164:S115-S127.
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C., Mcculloh, K.A.** 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture scaling from tissues to trees. *Plant Cell and Environment* 31:632-645.
- Stokes, M.A. & Smiley, T.L.** 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. Chicago: University of Chicago Press, 73 p.
- Svoboda, M.; Hayes, M.; Wood, D.** 2012. World Meteorological Organization: standardized precipitation Index User guide. WMO-No. 1090, Geneva.
- Taiz, L. & Zeiger, E.** 2009. *Fisiologia vegetal*. 4 ed. Porto Alegre: Artmed p.848.
- Thornthwaite, C.W.; Mather, J.R.** *The water balance*. Publications in Climatology. New Jersey: Drexel Institute of Technology, 104p. 1955.
- Tulik, M.; Marciszewska, K.; Adamczyk, J.** 2010. Diminished vessel diameter as a possible factor in the decline of European ash (*Fraxinus excelsior* L.) *Annals of Forest Science* 67:103.
- Tyree, M.T.; Ewers, F.W.** 1991. Tansley Review No.34 The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119:345-360.
- Urli, M.; Porté, A.J.; Cochard, H.; Guengant, Y.; Burlett, R.; Delzon, S.** 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tre Physiology* 33: 672-683.
- Vasconcellos, F.C. & Cavalcanti, I.F.A.** 2010. Extreme precipitation over Southeastern Brazil in the austral summer and relations with the Southern Hemisphere annular mode. *Atmospheric Science Letters* 11: 21–26.
- Vicente-Serrano, S.M.; Beguería, S.; Lòpes-Moreno, J.I.** 2010. A Multi-scalar drought index sensitive to global warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index – SPEI. *Journal of Climate* 23: 1696-1718.

- Voelker, S.L.; Muzika, R.; Guyette, R.P.** 2008. Individual tree and stand level influences on the growth, vigor, and decline of red oaks in the Ozarks. *Forest Science* 54(1): 8-20.
- Von Arx, G.; Archer, S.R.; Hughes, M.K.** 2012. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany* 109:1091-1100.
- Wigley, T.M.L.; Briffa, K.R.; Jones, P.D.** 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23: 201-213.
- Wiley, E. & Helliker, B.** 2012. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New phytologist*. 195:285-289.
- Woodruff, D.R & Meinzer, F.C.** 2011. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. *Plant, Cell & Environment* 34:1920-1930.
- Würth, M.K.R.; Pelàez-Riedl, S.; Wright, S. J.; Körner, C.** 2005. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143:11-24.
- Zang, C. & Biondi, F.** 2013. Dendroclimatic calibration in R: The *bootRes* package for response and correlation function analysis. *Dendrochronologia* 31:68-74.
- Zang, C. & Biondi, F.** 2015. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography* 38:001-006.
- Zang, C.; Pretzsch, H.; Rothe, A.** 2008. Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway Spruce and common oak. *Trees* doi: 10.1007/s00468-011-0617-z.
- Zhang, M.; Yu, G.; Zhuang, J.; Gentry, R.; Fu, Y.; Sun, X.; Zhang, L.; Wen, X.; Wang, Q.; Han, S.; Yan, J.; Zhang, Y.; Wang, Y.; Li, Y.** 2011a. Effects of cloudiness change on net ecosystem exchange, light use efficiency and water use efficiency in typical ecosystems of China. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 803-816.
- Zhang, Y.; Equiza, M.A.; Zheng, Q.; Tyree, M.T.** 2011b. Factors controlling plasticity of leaf morphology in *Robinia pseudoacacia*: III. Biophysical constraints on leaf expansion under long-term water stress. *Physiologia Plantarum* 143:367-374.
- Zhang, Y.; Meinzer, F.C.; Hao, G.; Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Takahashi, F.S.C; Villalobos-Vega, R.; Giraldo, J.P; Cao, K.; Hoffmann, W.A.; Goldstein, G.** 2009. Size-dependent mortality in a Neotropical savanna tree: the role of height-related adjustments in hydraulic architecture and carbon allocation. *Plant, Cell and Environment* 32:1456-1466.